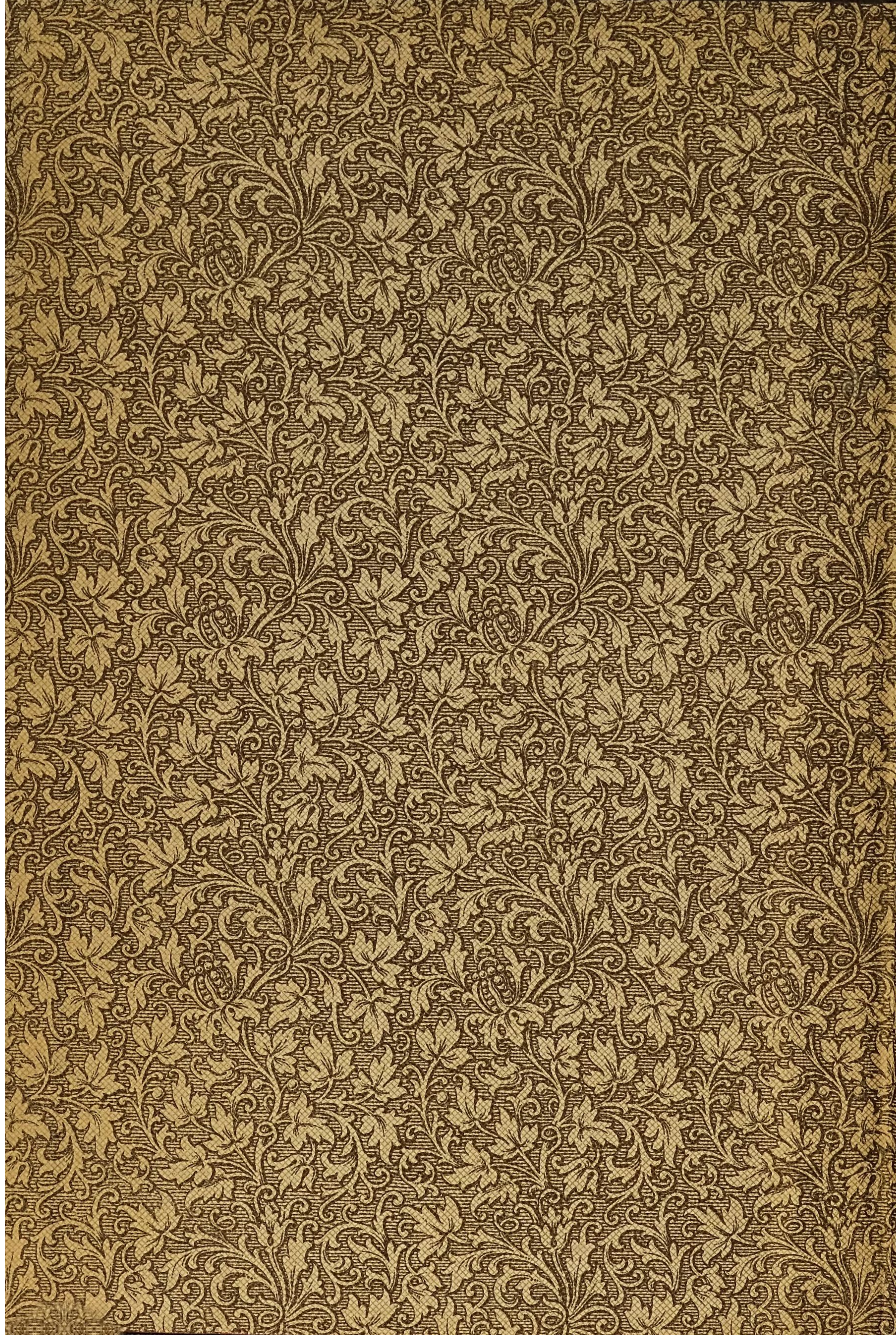


Phyt.

133

EM

Die
Vorgänge
bei der
Zwangsdrehung
VON
Hermann Dingler.





Phyt. 133 em

Dingler

Sonder-Abdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“, Erg.-Bd. 1897, 84. Bd., Heft 3.



Die Vorgänge bei der sog. Braun'schen Zwangsdrehung.

Von

Hermann Dingler.

Hierzu Tafel VII—IX.

Vorbemerkungen.

Das Problem der „Braun'schen Zwangsdrehung“ steht durch die neuere Abhandlung von Hugo de Vries „Monographie der Zwangsdrehungen“ zur Zeit wieder einigermaßen im Vordergrund des Interesses. Der Autor hat darin mit grossem Fleisse alles bisherige, auf seinen Stoff bezügliche, zusammengetragen und durchgesprochen. Er hat dadurch sehr zur Klärung der Sachlage beigetragen. Sein Hauptverdienst aber besteht in dem Nachweis der übrigens von vornherein wahrscheinlichen Thatsache, dass die Bedingungen des natürlichen Zustandekommens der Erscheinung auf erblicher Anlage beruhen. Letzteres anzunehmen lag um so näher, als ja das typische Auftreten der eigenthümlichen Ausbildung an gewisse Blattstellungen, resp. morphologisch-anatomische Verhältnisse geknüpft erschien. Ferner beobachtete de Vries direct den Drehungsvorgang an seinem drehenden *Dipsacus sylvestris*. Im Uebrigen ist er aber, was die mechanischen Bedingungen des Vorgangs angeht, nicht weit über den ersten genaueren Beobachter, Alexander Braun, hinausgekommen.

Auch ich habe mich seit einer Reihe von Jahren mit der Braun'schen Zwangsdrehung befasst und hatte gerade eine kleine Abhandlung über die Frage dem Herausgeber dieser Zeitschrift angeboten, als die de Vries'sche Monographie erschien und einen Theil des Geschriebenen gegenstandslos machte. In der vorliegenden Abhandlung beabsichtige ich, vor Allem einmal die mechanischen Bedingungen des Zustandekommens klar zu legen, soweit das sehr verwickelte Problem dem allgemeineren Verständniss des botanischen Publikums zugänglich erscheint.

Der, der Frage der Zwangsdrehung zu Grunde liegende Stoff ist ein sehr weitschichtiger. Abgesehen von der rein morphologischen resp. entwicklungsgeschichtlichen Frage nach der Ursache solcher Bildungen, ist der mechanische Vorgang selbst mit den ihn bedingenden anatomischen Verhältnissen und den resultirenden Spannungen zu verfolgen. Endlich ist zu untersuchen, in welcher Weise das

lebende und wachsende Gewebe auf die Spannungsreize reagire. Die behufs vorliegenden Zweckes gemachten morphologischen, entwicklungsgeschichtlichen und experimentellen Untersuchungen sind sehr umfangreich, so dass hier nur ein kleiner Theil derselben veröffentlicht werden kann. Gleichwohl kann die vorliegende Abhandlung auf alle einschlägigen Fragen natürlich keine allseitig genügende Antwort geben. Auf die Letztgenannte namentlich deshalb nicht, weil die bisherigen Untersuchungen über den Gegenstand, auch die ausgezeichneten Pfeffer'schen Arbeiten noch ansehnliche Lücken aufweisen, und meine eigenen bezüglichlichen Versuche noch nicht zum Abschluss gekommen sind. Eine Hauptschwierigkeit liegt ausserdem für mich in den für solche Untersuchungen sehr ungenügenden hiesigen Arbeitsmitteln. Ich werde daher über meine Versuche am Lebenden später besonders berichten und mich hier hauptsächlich auf die Erörterung der Vorgänge an einem rein mechanischen zwangsdrehenden System von im Weiteren zu präcisirenden Eigenschaften beschränken. Ich werde dabei, nachdem der Stoff gewisse Schwierigkeiten bietet, mich an eine möglichst einfache Form des Ausdrucks und der Veranschaulichung halten. Natürlicherweise sind einige einfache geometrische Bezeichnungen, beziehungsweise Erörterungen nicht zu umgehen, dieselben sind aber so allgemeinverständlich, dass sie wohl keinem Botaniker Schwierigkeiten bereiten werden.

Im Uebrigen lehnt sich die Behandlung des im Titel dieser Arbeit bezeichneten Stoffes eng an die speciellen Verhältnisse eines in einem früheren Aufsatz bereits erwähnten¹⁾ zwangsgedrehten Bambushalmes an. Wie schon dort bemerkt, sind die Erscheinungen der Braun'schen Zwangsdrehung bei Gräsern überaus selten. Sie scheinen mir aber aus manchen Gründen gerade hier besonders beachtenswerth. Wenn irgendwo an einem natürlichen Objecte die Beeinflussung des Wachstums bei den Drehungsvorgängen deutlich hervortreten kann, so ist es bei den hochwüchsigen Bambusen. Vor allen Dingen sind die Grössenverhältnisse so günstig wie möglich. Die sehr regelmässige, durch keine localen Verdickungen (Kanten etc.) gestörte, fast hohlcylindrische Gestalt des geraden Halmes, die fehlende oder schwache Ausbildung von Seitenknospen auf längere Strecken und endlich der genau longitudinale Faserverlauf in den Internodien sind weitere günstige Momente. Endlich

1) Dingler, „Ueber abnorme Wachsthumshemmungen am Grasstamm“ in Ber. d. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1896, Bd. XIV, p. 295 ff.

ist es aber auch die sehr typische Zu- und Wiederabnahme der Wachstumsintensität der sich aneinanderreihenden Internodien. Die bisher zur Verfügung stehenden zwangsdrehenden oder zwangsgedrehten Objecte — auch Hugo de Vries' interessante drehende *Dipsacus*-Rasse — bieten unter den oben angedeuteten Gesichtspunkten, wohl kaum ausreichende Verhältnisse.

Werthvolles lebendes Bambusenmaterial, eine Anzahl kurz vor der Streckung stehender Sprosse (Innovationsknospen), ein in Streckung begriffener starker Halm und zwei stärkere alte Halme standen mir aus dem reichen Schatze des Frankfurter Palmengartens durch die Güte des Herrn Director Siebert zu Gebot. Wünschenswerthe Versuche an lebenden Bambusen konnte ich dagegen nicht vornehmen, da der hiesige botanische Garten kein grösseres Warmhaus besitzt.

Ausserordentlich werthvoll wäre es gewesen, lebendes zwangsdrehendes Bambusenmaterial zu erlangen, womöglich auch Näheres über die Herkunft des gedrehten Halmes zu erfahren. Ich wendete mich auch bald nach Erlangung des Halmes an die mir vom freundlichen Geber, Herrn Prof. Dr. Max Buchner in München angegebene Adresse in Singapore, blieb aber ohne Antwort.

Einige wenige hier verwerthete Beobachtungen machte ich an einem bis zur Fruchtbildung gelangten Spross von *Mentha sylvestris*, welcher (in dem betr. Satz des botan. Gartens) aus einem normalen Rhizom seitlich hervorging und nahezu von seiner etwas fasciirten Basis an ohne Unterbrechung drehte. Samenculturen mit drehenden Rassen konnte ich nicht machen, da mir hiezu der Raum im Garten fehlt.

Obschon vorliegende Zeilen sich vornehmlich mit einem einzigen Objecte beschäftigen, benenne ich sie gleichwohl allgemein „Die Vorgänge bei der Zwangsdrehung“. Der Leser möge selbst entscheiden, ob dieser Titel berechtigt ist.

Die Ordnung, in welcher der Stoff behandelt werden soll, ist folgende:

- I. Aeussere Verhältnisse des gedrehten Bambushalmes. Untersuchungsmethoden. Tabellen der Messungsergebnisse.
- II. Die morphologisch-anatomischen Beweise für Braun'sche Zwangsdrehung.
- III. Die Wachstumsverhältnisse normaler, hochwüchsiger Bambushalme.
- IV. Die Entstehung des Knotens und Diaphragmas beim normalen und gedrehten Bambushalm.

- V. Einige geometrische Betrachtungen.
- VI. Mechanische Betrachtungen. Entstehung der Spannungen und ihre mechanischen und physiologischen Wirkungen.
- VII. Kurze Mittheilung über Versuche mit künstlicher Zwangsdrehung und andere mechanische Beeinflussungen des Wachstums an lebenden Pflanzen.
- VIII. Beleuchtung der Resultate bisheriger Forschungen.
- IX. Erörterung einiger morphologischer und biologischer Verhältnisse.
- X. Zusammenstellung einiger Ergebnisse.

I.

**Gestalt des gedrehten Bambushalmes. Untersuchungsmethoden.
Tabellen der Messungsergebnisse.**

Das ganze Halmstück, wie es in meinen Besitz kam (vgl. Figg. 1 *a* und *b* Taf. VII) ist 314 cm lang und zwischen 5 und 9 cm dick. Der oberste Theil ist normal gestreckt und von einem 38 cm langen und ca. 5 cm dicken Internodium und einem kleinen Stück eines zweiten ebensolchen eingenommen. Die verdickte Halmbasis (Rhizom) ist in normaler Weise gekrümmt, dicht mit Adventivwurzeln besetzt und ca. 9 cm dick. Sie besitzt eine geringe Abplattung in der Richtung von rechts vorn nach links hinten, welche vielleicht eine Andeutung von Fasciation darstellt, und befand sich grossentheils in der Erde. Das mittlere Stück von ca. 257,5 cm Länge und ca. 6—7 $\frac{1}{2}$ cm Dicke ist ziemlich gerade und in der Mitte angeschwollen. Etwa die untere Hälfte ist einem umgekehrten, sehr schlanken Rotationskegel nicht unähnlich. Dann folgt ein kurzer mehr cylindrischer Abschnitt und schliesslich nimmt gegen das obere Ende die Dicke wieder ab. Dieses ganze mittlere Stück wird von einer ununterbrochenen linksläufigen¹⁾ Spirale von verwachsenen Blatinserktionen in etwa 29 Umgängen umzogen. Der Halm ist zur Blattspirale gegenläufig gedreht, so dass die Längsfasern etwa 6 $\frac{3}{4}$ rechtsläufige Umgänge machen. Dieselben sind nahezu senkrecht zur Blattspirale gerichtet. Die Insertionsenden der sich deckenden Blätter, 54 an der Zahl, sind einander dicht genähert, ganz in der Weise, wie die übergreifenden Enden der normalen Blatinserktionen. Entsprechend der Blattspirale verläuft in der Höhlung des Halmes ein wohlausgebildetes Wendeltreppendiaphragma, dessen Breite im Mittel nahezu dem halben

1) Nach botan. Terminologie. Gleichzeitig bemerke ich, dass die Bezeichnungen „vorn“, „hinten“, „rechts“, „links“ nur in morphologischem Sinne gebraucht werden.

Höhlendurchmesser entspricht. Dasselbe zeigt an vielen Stellen tiefe Einrisse seines inneren freien Randes, welche nicht selten bis zur Halmwand reichen.

Die wichtigste Untersuchungsmethode bildete, wenigstens behufs Erforschung der mechanischen Bedingungen des Zustandekommens der auffallenden Bildung, das Messen. Nächst dem waren gewisse anatomische Verhältnisse zu berücksichtigen, welche für den Vorgang der Drehung in Betracht kommen. Endlich verlangte die Frage der Blattstellung eine besondere Untersuchung. Die erste unter diesen dreierlei Aufgaben war die schwierigste. Trotz der im Ganzen überraschenden Regelmässigkeit des gedrehten Halmes finden sich doch im Einzelnen sehr viele Unregelmässigkeiten, welche nur schwer zu überwindende Hindernisse bereiteten.

Gemessen wurde, nachdem sich die käuflichen Maassbänder als ungeeignet herausstellten, mit schmalen Bändern aus dünnem, sehr festem und unelastischem Schreibpapier, sowie mit ebensolchen Zwirnfäden. Die Umfänge wurden direct von den scharf angespannten Maassbändern oder Fäden abgelesen und mit Absicht nicht reducirt. Der kleine Fehler, welcher infolge der Dicke des Maassbandes in ihnen steckt, ist so gering, dass er für ein Object von so bedeutenden Dimensionen, wie vorliegendes, bei welchem ohnehin weit gröbere Fehler nicht auszuschliessen sind, nicht in Betracht kommt. Die Umfänge wurden mit Hilfe eines flachen Holzringes bezeichnet, welcher an einer geraden, aufrechten Leitstange verschiebbar und mittelst Wasserwaage horizontal zu stellen war. Dieselben stehen senkrecht zur jeweiligen Achsenrichtung des Halmes. Uebrigens ist die Krümmung abgesehen von der Basis, wo der Halm in das Rhizom übergeht und wo es auf ganz genaue Dimensionen überhaupt nicht ankommt, gering und bedingt keine zu sehr störenden Fehler.

Ich muss hier auch die Frage der Dimensionsänderungen durch Austrocknung berühren. Als der Halm in meinen Besitz kam, war er noch ziemlich frisch, was aus dem noch nicht ganz vertrockneten jüngeren Gewebe einiger Innovationsknospen hervorging, welche ich behufs Untersuchung der Blattstellung aus dem Rhizom nahm. Es wurden damals sofort Messungen angestellt und seitdem mehrfach wiederholt. Dieselben beweisen zwar ein gewisses Schwinden, doch sind die Unterschiede gegenüber den früheren Messungen sehr gering und für unsere ganze Untersuchung so gut wie ohne Bedeutung. Um ein Beispiel anzuführen, hatte ich den Umfang des Halmes bei cm 200 früher zu 22,3 cm gemessen, jetzt misst er 22,2 cm; bei cm 110 früher 22,3 cm, jetzt

22,15 cm. Letzterer Unterschied war der grösste gefundene. In der Länge ergaben sich gar keine Unterschiede. Immerhin sind kleine Differenzen vorhanden, infolge dessen sind gar keine der ursprünglich erhaltenen Maasse hier benützt, sondern ausschliesslich solche, welche in dem letzten Jahr, nachdem der Halm längst vollkommen unveränderlich geworden war, genommen wurden.

Sehr schwierig gestaltete sich die Aufgabe, die Gestalt des spiralgigen Internodialfeldes festzustellen, was nöthig schien, um einen tieferen Einblick in den Verlauf des Vorganges und namentlich auch die Spannungsverhältnisse zu erlangen. Besonders kam es darauf an, zu wissen, ob dasselbe im abgerollten Zustande von kleinen localen Krümmungen abgesehen, im Gesamtverlauf geradrandig oder in der Fläche gekrümmt sei. Ebenso war festzustellen, ob und welchen Krümmungen die Längsfasern auf ihrem Spiralgange unterworfen sind. Es war mir ganz besonders darum zu thun, in die einschlägigen Verhältnisse der am regelmässigsten gestalteten, umgekehrt kegelförmigen unteren Hälfte des gedrehten Stückes Einblick zu gewinnen, weil gerade hier die wesentlichsten Anhaltspunkte für den mechanischen Vorgang zu finden sein mussten. Bei Weitem der grösste Theil des Folgenden bezieht sich daher auf dieses Halmstück.

Es wurden zu diesem Zwecke kürzere Stücke schmalerer und breiterer Papierbänder längs der festzustellenden Richtungen angelegt, in der richtigen Lage an einander geklebt und entsprechende Markpunkte auf der Halmoberfläche wie dem Bande aufgetragen. Indessen führte das zu keinem befriedigenden Ergebniss. Wurde die Methode nur ein wenig variirt, so ergaben sich oft ganz entgegengesetzte Resultate. Nach längeren vergeblichen Bemühungen formte ich die Oberfläche einfach plastisch ab mittelst eines unelastischen, weichen Materials. Der so gewonnene Mantel wurde dann je nach Bedürfniss aufgeschnitten. Am geeignetsten erwies sich nicht zu dickes, gutes Filtrirpapier. Dasselbe wurde entweder in breiteren Stücken, oder in schmälern Bändern, in zwei Lagen übereinander um den Halm gewickelt und erst mit den Händen, dann mit dünnem festumwickelten Faden möglichst angepresst. Hierauf wurde es mit einem nassen Schwamme angedrückt, beziehentlich damit leicht angeklopft, so dass es allen Einsenkungen und Vorsprüngen sich anlegen konnte. Schliesslich wurde der Halm mit seinem nassen Fliesspapiermantel bis zum völligen Trocknen ein bis zwei Tage stehen gelassen. Vor und während des Aufschneidens

(nach Entfernung der Bindfäden) wurden mit dickem Gummi, event. mit Siegellack, freie Ränder, welche sich abzulösen neigten, angeklebt. Auf diese Weise erhielt ich ein möglichst getreues Abbild der Halmoberfläche.

Ich musste indessen auch hier noch Vorsicht walten lassen, wiederholt neue Mäntel anfertigen und zur Controle Zerschneidungen nach verschiedenen Richtungen vornehmen, denn die Oberfläche des Internodialfeldes ist in der Faserrichtung nicht ganz eben, sondern unten ein wenig gewölbt, oben etwas eingezogen. Dazu kommt noch die fortlaufende ein wenig hervortretende Kante dicht unterhalb der Insertionsspirale („Grenzkante“, vgl. Fig. 15 Taf. IX), welche die Grenze der aneinander stossenden Umgänge bildet. Infolge dieser Unebenheiten krümmte sich der als Spiralband aufgeschnittene und abgerollte Mantel je nach der gewählten Schnittlinie in gerade entgegengesetzter Weise, wenn auch in weit geringerem Grade, als bei dem Versuch mit Papierbändern. Das Band musste entweder ganz gerade, d. h. geradrandig oder so schwach gekrümmt sein, dass ein Nachweis infolge der Unregelmässigkeiten unmöglich war (vgl. Fig. 4 Taf. VII).

Bedeutend weniger Schwierigkeiten machte die Feststellung des Faserverlaufs, nachdem die wulstförmige Aufbauchung des Internodialbandes nahezu senkrecht zur Faserrichtung verläuft. Die Aufnahme des Faserverlaufs bestätigte das Resultat der Aufnahme des Insertionsverlaufs, dass letzterer sich, wenn der Mantel des annähernd umgekehrt kegelförmigen unteren Halmstückes vollkommen in eine Ebene abwickelbar wäre, einer geraden Linie wenigstens sehr nähern müsste. Die Krümmung der Halmfaser zeigt in ihrem Gesamtverlauf Aehnlichkeit mit derjenigen der orthogonalen Trajektorien eines geodätischen²⁾ Bandes eines Kegels. Sie weicht aber insofern ein wenig von derselben ab, als letztere zu einander genau concentrisch sind, also überall gleichen Abstand haben, wogegen die Fasercurven sich nach der Mitte des Halmes ein wenig von einander entfernen. Der Halmspitze zu nähern sie sich wieder. Durch dieses Auseinanderweichen zeigen sie im unteren Halmstück eine gewisse Aehnlichkeit mit archimedischen Schraubenlinien, soweit sich dies unter vorliegenden Verhältnissen beurtheilen lässt. Dem entsprechend dürfte die nicht direct nachweisbare schwache Krümmung der Insertionslinie sich der einer hyperbolischen Spirale nähern.

1) Vgl. den Anhang zu „Geometr. Betracht.“, Abschn. V.

Die Krümmung des Gesamtverlaufs der Halmfaser liess, wie gesagt, nur die obigen Annahmen zu. Dieselben fanden übrigens auch noch in der Weise eine Bestätigung, dass über kürzeren Halmstücken ohne besondere Unregelmässigkeiten geschlossene Kegelmäntel aus Schreibpapier angelegt werden konnten, welche zwar nicht die Oberfläche der Vertiefungen berührten, aber der etwas vorspringenden spiraligen Grenzkante, beziehungsweise dem dickeren Theil des Internodialbandes fast überall dicht anlagen. Längs der Kante bezeichnet, aufgeschnitten und abgerollt ergaben sich, abgesehen von starken localen Breiteschwankungen im Ganzen annähernd gleichmässig sich verbreiternde gerade Bänder.

Das Ergebniss der gesammten Messungen führte zum Resultat, dass das untere Stück des gedrehten Halmabschnittes annähernd umgekehrt kegelförmig, das mittlere ziemlich cylindrisch und das oberste ziemlich unregelmässig verjüngt ist. Ferner ergab sich, wie schon gesagt, dass das spiralige Band des Internodialfeldes im ersten Halmtheil im Gesamtverlauf annähernd geradrandig ist und von unten nach oben sich annähernd gleichmässig verbreitert. Am cylindrischen Halmstück verbreitert es sich noch weiter und die Verbreiterung setzt sich fort bis in den oberen abnehmenden Halmtheil. Dabei krümmt es sich zugleich in der Fläche mit nach oben gerichteter Concavität. Schliesslich verschmälert es sich und nimmt wieder annähernd gerade Richtung an, resp. krümmt sich zuletzt in umgekehrtem Sinne.

Grosse Schwierigkeiten bereitete auch das genauere Messen der Steigungswinkel der verschiedenen Spirallinien. Es wurde wiederholt und nach verschiedenen Methoden gemessen. Mittelst des horizontal gestellten flachen Holzringes wurden am senkrecht gestellten Halm die Umfänge direct auf die Oberfläche gezogen und an diese biegsame Winkelmesser angelegt. Zum Theil wurden kleinere Stücke der Halmoberfläche mit den betr. Winkeln direct auf Papier durchgepaust, was durch die der Faser folgenden feinen Austrocknungsrisse sowie den scharfen Blattinsertionsrand stellenweise ermöglicht war. Die Kreuzungswinkel der Fasern mit der Insertion wurden mit Papierwinkeln von T-förmiger Gestalt gemessen, und zwar in der Art, dass eine grössere Zahl solcher Winkel von allen vorkommenden Grössen ausgeschnitten wurden. Der richtige wurde jedesmal ausgesucht und bei der Messung wurden alle drei Arme genau an die Halmoberfläche angelegt. Auf diese Weise liess sich eine verhältnissmässige Genauigkeit erzielen. Die so gewonnenen Grössen sind gleichwohl nur als

annähernd richtig zu betrachten. Die Schwierigkeit, genaue Maasse zu erlangen, ist eben eine derartige, dass jede neue Messung wieder etwas anders ausfällt. Doch sind die Fehler nicht so gross, dass die aus den Zahlen gezogenen Schlüsse irgendwie an Unsicherheit litten.

Das Resultat der Messungen ist so gedrängt wie möglich in den folgenden beiden Tabellen zusammengefasst, zu welchen übrigens einige erläuternde Bemerkungen vorausgeschickt werden müssen: Die Tabellen befassen sich wesentlich nur mit dem Theile des Halmes, welcher spiralige Blattstellung besitzt. Die Höhenmarken 0—270 cm¹⁾ der senkrechten Reihe A in Tabelle I geben nicht die absolute Höhe des Halmes bei senkrechter Stellung, sondern die Entfernung der betreffenden Punkte auf der nicht ganz geraden Medianlinie der morphologischen Vorderseite. Es bedeutet die Null den Schnittpunkt der Mittellinie mit der untersten spiraligen Blatininsertion, also mit der Insertion von Blatt 1. Etwa bis zum 10. Centimeter ist die Halmbasis stark und bis zum 20. Centimeter schwächer gekrümmt. Von diesem Punkt an bildet die Mittellinie eine ziemlich gerade Linie. Die Medianlinie unterscheidet sich von einer vollkommen Geraden, welche die äussersten Punkte verbinden würde, durch 3,3 cm grössere Länge; der bei weitem grösste Theil dieses Unterschiedes fällt auf die starke Krümmung des Basalstückes zwischen cm 0 und cm 10. Das Halmstück von cm 20 bis cm 128,5 ist nach vorn ein wenig convex gekrümmt und zwar beträgt die stärkste Abweichung der Halmachse von der geraden Linie bei cm 79,5: 2,55 cm. Das oberhalb cm 90 gelegene Stück ist fast ganz gerade, während das untere gleichzeitig nach rechts ein wenig convex gekrümmt ist. Die grösste Abweichung der letzteren Krümmung, zwischen cm 20 und cm 90, liegt bei cm 60,5 und beträgt 1,9 cm. Die Marke cm 20 befindet sich bei senkrechter Halmstellung 26,7 cm über der horizontalen Unterlage, die Marke cm 10: 17 cm.

Bei Punkt cm 260,5²⁾ überschreitet die vordere Mediane die Blatininsertion 55 und damit die Grenze des spiralblättrigen und gedrehten Halmstückes. Der Punkt cm 270 fällt bereits auf das anschliessende, normal gestreckte Internodium.

Trotz der an sich ungenauen Art der Messung gab die ange-

1) Vgl. hiezu Fig. 1, wo die beigegefügt Maassstäbe die betreffenden Höhen von cm 10 bis cm 270 angegeben (vgl. auch Fig. 8 und Erklär.).

2) Vgl. die Vorderansicht dieses Halmstückes in Fig. 2a. Auf der in Fig. 1 dargestellten Rückseite reicht die schief gestellte Insertion von Blatt 55 um 2 1/2 cm höher aufwärts, also bis cm 263.

wendete Methode relativ die besten Anhaltspunkte. Es begreift sich das sofort, wenn man überlegt, dass die Halmachse selbst nicht direct messbar war und höchst complicirte Messungen und Berechnungen hätten vorgenommen werden müssen, um alle Maasse auf sie zu beziehen.

In der senkrechten Zeile *B* der Tabelle I sind die Umfänge von 10 zu 10 cm angegeben. Zeile *C* enthält die Entfernungen, welche je zwei sich entsprechende Punkte der nämlichen Faser in aufeinanderfolgenden Internodialbandungsgängen trennen (vgl. Fig. 8 und Figurenerklärung), oder richtiger: die Entfernungen der aufeinanderfolgenden Faserabschnitte senkrecht zu ihrem Verlaufe. Sie geben den „Umfang“ an, welchen der Halm an der betr. Stelle ausschliesslich durch „Faserbreitenwachsthum“ (das tangentialle Wachsthum normal zur Faserrichtung) erreicht hätte¹⁾. Diese Entfernungen sind im unteren Drittel (Zeile *C* 1) und im oberen $\frac{5}{7}$ (Zeile *C* 2) der Breite des Internodialfeldes gemessen.

Zeile *D* enthält die Steigungswinkel des Internodialfeldes oder vielmehr richtiger der Insertionsspirale. Dem Steigungswinkel jedes beliebigen Punktes der Insertionsspirale entspricht der Steigungswinkel des ihm auf der entgegengesetzten Halmseite gegenüberliegenden Punktes der Medianlinie des Internodialfeldes, denn diese Medianlinie bildet die gleiche Spirale wie die Insertionslinie selbst.

Zeile *E* gibt den Cosinus der Grössen der Zeile *C*, bezogen auf die zugehörigen Steigungswinkel der Zeile *D*, mit anderen Worten die Grösse der Projection auf den zugehörigen Halmumfang.

Es geben diese Grössen an, welchen reellen Antheil das zur Faser normal gerichtete tangentialle Wachsthum an dem schliesslichen Gesamtumfang hat.

Zeile *E* 1 gibt diesen Antheil für die Maasse von *C* 1. Die Grössen dieser Reihe geben nahezu den reellen Antheil des zur Faser normalen tangentialen Wachsthums für den betreffenden Halmtheil an. Sie sind ein wenig grösser angegeben, als sie wirklich messen, weil der obere Theil des Internodialfeldes ein geringeres tangentialles Wachsthum zeigt und das Maass des wirklichen Halmumfanges ein wenig herabdrückt. Um die Tabelle nicht allzusehr anzuschwellen, verzichte ich aber darauf, die geringen Differenzen besonders einzufügen. Zeile *E* 2 gibt den gleichen Antheil für die Maasse von *C* 2, also für das ge-

1) Ueb. d. Wachsthumsbezieh. vgl. V. p. 291; üb. Radialwachsth. vgl. ebenda Anm. und II. 1 und 3.

ringere Dickenwachsthum, welches der obere Theil des Internodialfeldes zeigt.¹⁾

Zeile *F* gibt die Differenz zwischen den letztgenannten Grössen und den entsprechenden wirklichen Halmumfängen (Zeile *B*), also den Antheil, welchen die Aufspreizung der Halmwand durch die Schiefstellung und Verlängerung sowie Verbreiterung der Faser an dem Gesamtumfang hat. Die Zahlen geben gleichzeitig die Grösse der Horizontalprojection der entsprechenden Halmfaserabschnitte, resp. den Cosinus derselben, bezogen auf ihren Steigungswinkel.

Die letzte Zeile *G* endlich gibt die Kreuzungswinkel von Faser und Insertionsspirale, und zwar sind es die gegen die Halmbasis resp. Spitze offenen Kreuzungswinkel. Dieselben sind die Mittel aus je zwei Messungen auf gegenüberliegenden Halmseiten. Dieselben beziehen sich auf den Gesamtverlauf der Faser in dem betreffenden Halmstück, also auf die kürzeste („geodätische“) Verbindungslinie der beiden Schnittpunkte einer bestimmten Faser mit je zwei aufeinanderfolgenden Insertionsumgängen; ferner auf den mittleren Verlauf (geodätische Linie) der entsprechenden Insertionsstücke auf je $\frac{1}{2}$ Umgang. Im Allgemeinen beträgt dieser Kreuzungswinkel im Durchschnitt etwa $94\frac{1}{2}^{\circ}$. Der „Neigungswinkel“ der Faser in Bezug auf die Längsrichtung des Halmes (also die jeweilige „Mantellinie“) ergibt sich leicht aus dem entsprechenden Steigungswinkel der Insertion, wenn man die 90° übersteigende Zahl der Grade des Kreuzungswinkels hinzuaddirt. Der Steigungswinkel der Faser ergänzt ihren Neigungswinkel zu 90° .

Zu Tabelle II ist zu bemerken, dass hier alle Maasse auf der morphologischen Vorderseite des Halmes längs dessen Mittellinie genommen wurden. Die Bandbreiten in Reihe *K* sind die durch die Insertionsumgänge abgeschnittenen Stücke der Mittellinie, also die Differenzen je zweier benachbarter Grössen der Reihe *H*. Die Bandbreite in Reihe *L* gibt die Länge der geodätischen Linie an, welche die Mitte des jeweiligen Stückes der Mittellinie schneidet und die benachbarten Umgänge der Insertionsspirale auf dem kürzesten Wege verbindet. Sie fällt mit der Faserlinie nahezu zusammen.

Die spiralige Blattinsertion 1 beginnt rechts hinten an der Halmbasis und hat am Nullpunkt (= Schnittpunkt der Insertionsspirale mit der vorderen Mediane) $\frac{5}{8}$ Umfang erreicht. Demnach erreicht

1) Der Einfluss dieses verschiedenen zur Faser normalen tangentialen Wachsthums auf den wirklichen Umfang verhält sich etwa wie 2:1.

das von der Insertionsspirale begrenzte Band hier resp. am nächst höheren Umgang der Insertionsspirale — genauer an dem die beiden Punkte cm 0 und cm 2,4 (s. Reihe *I* unten!) verbindenden Stück der Mittellinie — ebenfalls $\frac{5}{8}$ Umgang; zwischen cm 2,4 und cm 4,6 erreicht es $1\frac{5}{8}$ Umgang u. s. w. Die beiden Tabellen ergänzen sich gegenseitig. Alle Längenmaasse sind in Centimetern und alle Winkelmaasse in Graden angegeben.

Um die Tabellen nicht ins Unabsehbare anzuschwellen, musste ich die Angaben auf das Nothwendigste beschränken. Freilich treten dadurch gerade auch die Unregelmässigkeiten stärker hervor und verdecken doch etwas das im Ganzen auffallend regelmässige Verhalten. Es liess sich das aber nicht ändern, wenn ich nicht beispielsweise statt der Bandbreiten auf einer Längslinie mindestens diejenigen auf vier Längslinien eingefügt hätte. Aehnlich ist es mit den übrigen Maassen. Nur für die Steigungswinkel der Insertionsspirale sind, wie schon erwähnt, die mittleren Grössen angegeben, da hier die localen Unregelmässigkeiten zu häufig sind.

Zu den angewendeten Bezeichnungen ist zu bemerken, dass, nachdem keine einzelnen Internodien in dem gedrehten Halmtheil existiren, das ununterbrochene Wandstück, welches sich zwischen den Umgängen der spiraligen Blatininsertionslinie befindet, Internodialfeld oder Internodialband genannt wird. Die Blatininsertionen sind, abgesehen von denen der unteren vier getrennten Knoten der Halmbasis, mit fortlaufenden Nummern von 1—56 bezeichnet. Die Insertionen 1—54 bilden die Spirale. Blatt 55, dessen Enden sich in normaler Weise decken, schliesst das gedrehte Halmstück ab und das normal ausgebildete Blatt 56 trennt die beiden Internodien des normal gestreckten obersten Stückes.¹⁾ Zu den in den mechanischen Betrachtungen benützten Bezeichnungen ist zu bemerken, dass ich die Zugspannung auch als positiv bezeichne, da sie mit einer Verlängerung des gespannten Körpers verbunden ist, die Druckspannung als negativ, da durch sie der gespannte Körper verkürzt wird. Die Verkürzung stellt gewissermaassen eine negative Verlängerung dar.

1) Vgl. hiezu Figg. 18 *a* und *b*.

Tabelle I.

A	B	C				D	E		F		G	Bemerkungen
Höhenmarke in cm	Umfänge, normal zur Längsachse	Umfänge, normal zur Faser		Steigungswinkel der Insertionsspirale	Cosinus der Grössen von C für die Winkel in D		Differenz der Grössen von B und E		Kreuzungswinkel zw. Faser und Insertionsspirale			
		1	2		1	2						
							im unteren 1/3 des Internodial-bandes	im oberen 2/3 des Internodial-bandes		Differenz zwischen B und E1	Differenz zwischen B und E2	
270	16,0										Normal gestrecktes Internodium. Nach aufwärts gleich dick bleibend. Bei 260,5 cm erste normal gestellte Insertion. Diese steht etwas schief (morph. Rückseite: 262,5 cm) und schnürt den Halm etwas ein. Dicht oberhalb derselben 15,7 cm Halmumfang. Zwischen cm 256,5 und cm 259,6 S-förmige Krümmung der Insertion. Kreuzungswinkel bei 259 cm 46° 30'.	
260	18,5									68°		
250	20,45	18,0	17,3							94 ³ / ₄ °		
240	21,5	18,8	17,5	23°	17,31	16,11	4,19	5,39	95°			
230	21,2	17,85	17,7	25 ¹ / ₂ °	16,11	15,98	5,09	5,22	100°			
220	20,9	18,85	17,7	27°	16,8	15,77	4,1	5,13	93 ¹ / ₂ °		Bei cm 222 besonders stark vortretender Wulst. Unterh. desselben auf 2/5 Halmumfang Steigungswinkel der Insertionsspirale 30°.	
210	22,0	18,7	17,2	29°	16,36	15,04	5,64	6,96	95 ¹ / ₄ °			
200	22,2	18,35	17,8	28°	16,2	15,72	6,0	6,48	95°			
190	22,5	18,9	17,7	28°	16,69	15,63	5,81	6,87	95°			
180	22,0	18,75	17,9	27°	16,71	15,95	5,29	6,05	94 ³ / ₄ °			
170	22,1	19,4	17,9	26°	17,44	16,09	4,66	6,01	95 ¹ / ₄ °			
160	22,8	19,35	18,25	28°	17,09	16,11	5,71	6,69	95 ¹ / ₄ °			
150	23,0	20,1	19,0	26 ¹ / ₃ °	18,01	17,03	4,99	5,97	93 ¹ / ₂ °			

A	B	C				D	E		F		G	Bemerkungen
		Umfänge, normal zur Faser		Steigungswinkel der Insertionsspirale	Cosinus der Grössen von C für die Winkel in D		Differenz der Grössen von B und E		Kreuzungswinkel zw. Faser und Insertionsspirale			
					1		2	1		2		
140	23,2	19,9	18,9	26°	17,89	16,99	5,31	6,21	95 1/4°	Bei em 16 bildet die Insertion ein nach oben offenes Knie oberhalb des extraspinalen Blattes 6a. Zwischen em 8 und em 11 umgekehrt S-förmige Krümmung der Insertion beim Beginn der Streckung. Die stark umgebogenen Fasern schneiden die Insertion unter einem 1 R. sich nähernden Winkel.		
130	22,9	20,55	19,1	25°	18,56	17,25	4,34	5,65	94 3/4°			
120	22,85	20,5	19,6	24 1/4°	18,69	17,87	4,16	4,98	92 1/2°			
110	22,15	20,1	19,3	24°	18,36	17,63	3,79	4,52	95°			
100	22,15	19,85	19,1	23 1/2°	18,20	17,52	3,95	4,63	92 1/2°			
90	21,8	19,5	18,9	22°	18,08	17,52	2,72	4,28	94 1/4°			
80	21,4	19,2	18,7	21 1/2°	17,86	17,4	3,54	4,0	94°			
70	21,2	18,7	18,5	21 1/2°	17,4	17,12	3,3	4,08	94°			
60	20,7	18,5	18,2	21°	17,27	16,99	3,43	3,71	94°			
50	20,7	18,4	17,75	20°	17,29	16,68	3,41	4,02	93 1/4°			
40	20,55	18,2	17,9	20°	17,11	16,82	3,44	3,73	95 1/4°			
30	20,65	18,15	17,8	19°	17,16	16,83	3,49	3,82	95 1/2°			
20	20,75	18,2	17,8						96 1/2°			
10	20,85								82°			
0	26,5								90°			

Bei cm 16 bildet die Insertion ein nach oben offenes Knie oberhalb des extraspinalen Blattes 6a. Zwischen cm 8 und cm 11 umgekehrt S-förmige Krümmung der Insertion beim Beginn der Streckung. Die stark umgebogenen Fasern schneiden die Insertion unter einem 1 R. sich nähernden Winkel.

Tabelle II.

H	I	K	L	
Kreuzungs- punkte der vorderen Medianlinie mit den Umgängen der Blattspirale	Fortlaufende Nummer der Umgänge des Internodial- bandes	Bandbreite in der Längsrich- tung des Halmes	Bandbreite normal zu seiner Länge	
260,5 cm	28 ⁵ / ₈	3,0 cm	3,0 cm	Faserverlauf längsgerade.
257,5 "	27 ⁵ / ₈	11,6 "	9,0 "	Faserverlauf längsschief. (Halm gedreht.)
245,9 "	26 ⁵ / ₈	8,7 "	8,5 "	do.
237,2 "	25 ⁵ / ₈	11,6 "	9,75 "	do.
225,6 "	24 ⁵ / ₈	11,85 "	10,2 "	do.
213,75 "	23 ⁵ / ₈	12,8 "	11,2 "	do.
200,95 "	22 ⁵ / ₈	12,05 "	10,75 "	do.
188,9 "	21 ⁵ / ₈	12,0 "	10,8 "	do.
176,9 "	20 ⁵ / ₈	11,3 "	10,0 "	do.
165,6 "	19 ⁵ / ₈	11,7 "	10,75 "	do.
153,9 "	18 ⁵ / ₈	11,25 "	10,1 "	do.
142,65 "	17 ⁵ / ₈	11,35 "	9,85 "	do.
131,3 "	16 ⁵ / ₈	10,45 "	9,75 "	do.
120,85 "	15 ⁵ / ₈	10,0 "	9,3 "	do.
110,85 "	14 ⁵ / ₈	9,75 "	8,75 "	do.
101,1 "	13 ⁵ / ₈	9,3 "	8,1 "	do.
91,8 "	12 ⁵ / ₈	9,05 "	8,3 "	do.
82,75 "	11 ⁵ / ₈	9,4 "	8,75 "	do.
73,35 "	10 ⁵ / ₈	8,1 "	7,65 "	do.
65,25 "	9 ⁵ / ₈	8,0 "	7,2 "	do.
57,25 "	8 ⁵ / ₈	7,85 "	7,25 "	do.
49,4 "	7 ⁵ / ₈	8,2 "	7,65 "	do.
41,2 "	6 ⁵ / ₈	7,15 "	7,1 "	do.
34,05 "	5 ⁵ / ₈	7,1 "	7,0 "	do.
26,95 "	4 ⁵ / ₈	7,6 "	7,2 "	do.
19,35 "	3 ⁵ / ₈	6,55 "	6,5 "	do.
12,8 "	2 ⁵ / ₈	8,2 "	8,1 "	do.
4,6 "	1 ⁵ / ₈	2,2 "	2,2 "	Faserverlauf längsgerade.
2,4 "	5/ ₈	2,4 "	2,4 "	do.
0 "				

II.

Die Beweise für die „Braun'sche Zwangsdrehung“ des gedrehten Bambushalmes.

Der Beschauer des gedrehten Halmes hat, wie schon gesagt, sofort den Eindruck einer echten Zwangsdrehung im Braun'schen Sinne, indessen ist auch noch mit zwei weiteren Möglichkeiten zu rechnen. Es könnte vielleicht geltend gemacht werden, dass die spiralige Blattstellung durch die Drehung des Stammes bedingt sei, oder dass Drehung und Blattstellung zufällig zusammentreffende, gemeinsame Folgen einer dritten unbekannten Ursache seien.

Für letztere Annahme ist gar kein Anhaltspunkt gegeben. Sie wird übrigens mit dem Beweis anderen Verhaltens ohnehin ausgeschlossen. Unter den beiden anderen Möglichkeiten kann die Wahl nicht schwer fallen. Der unterste Internodialfeldumgang ist nicht gedreht und hat gleichwohl spiralige Blattstellung. Letztere, richtiger gesagt die spiralig fortschreitende Verwachsung der Blätter, kann somit nicht durch die Drehung bedingt sein. Umgekehrt kann auch die spiralige Blattverwachsung allein für sich nicht die Drehung bedingt haben. Wie sich aus den anschliessenden Halmtheilen ergibt, beginnt die Drehung erst mit der Streckung des Internodialfeldes, wächst und nimmt ab in inniger Beziehung mit ihr. Bei der internodialen Streckung wurde offenbar durch die verwachsenen Blattinsertionen resp. das mit ihnen entstandene Wendeltreppendiaphragma schiefe tangentialer Zugspannung und dadurch spiralig schiefe Faserstellung — Drehung des Halmes — hervorgerufen. Die Erscheinungen, welche der gedrehte Halm zeigt und welche sich nur durch die Annahme Braun'scher Zwangsdrehung erklären lassen, beziehungsweise diese Drehung erzeugen mussten, sind folgende:

- § 1. Der Bau des Diaphragmas und der Halmwand.
- § 2. Der Faserverlauf und sein Verhältniss zur Insertionsspirale.
- § 3. Die Dickenverhältnisse des Halmes.
- § 4. Die Unregelmässigkeiten in der Gestalt des Internodialfeldes.
- § 5. Die Gewebezerrissungen.
- § 6. Die Blattstellung.

Soweit die Tabellen I und II nicht schon hinreichende Auskunft geben, werde ich nunmehr diese Punkte einzeln zur Besprechung bringen.

§ 1.

Der Bau des Diaphragmas und der Halmwand.

Die Wand des gedrehten Halmstückes bildet, wie beim normalen Bambus, unter plötzlicher radialer Dickenzunahme die Ansatzzone für das nach innen stark vorspringende Diaphragma (s. Fig. 16 Taf. IX). Auf einem der Faser folgenden, zur Halmachse schiefen, radialen Längsschnitt aus der Mitte des Halmes erscheint das die Diaphragma-platte tragende Wandstück, dessen Grenze durch die nach innen bogig gekrümmt verlaufenden Fibrovasalbündel bezeichnet wird, etwa 8 mm dick und 15 mm hoch. Darauf sitzt die anfangs nach Innen rasch dünner werdende Gewebeplatte, deren Dicke bei ca. 12 mm Entfernung von der Halmoberfläche nur mehr ca. 3 mm beträgt. Von hier aus verdünnt sie sich allmählich und endigt, wo sie nicht zu sehr zerissen ist, mit stumpfer Schneide frei in der Halmhöhlung. Diese im ganzen dünne Gewebeplatte ist im Durchschnitt zwischen 20—25 mm breit, manchmal übrigens noch breiter (an einer Stelle sogar bis 40 mm). Der anatomische Bau des Diaphragmas und der Gefässbündelverlauf in demselben, sowie in der Nodalzone der Halmwand entspricht im Allgemeinen demjenigen der normalen Bambushalme, abgesehen von den Eigenthümlichkeiten, welche der freie Rand der Platte in der Halmhöhle bedingt. Der Gefässbündelverlauf schliesst sich bei den Bambusen überhaupt sehr nahe an denjenigen bei *Zea Mais*¹⁾ an, soweit das bei der Ausbildung von Internodialhöhlen, welche *Zea* fehlen, möglich ist. Sonstige Unterschiede im Bündelverlauf gegenüber normalen Halmen von *Bambusa vulgaris* waren an dem gedrehten Exemplar nicht nachzuweisen.

Das Gewebe des Diaphragma besteht aus ziemlich kleinzelligem, lockerem und zumeist dünnwandigem Parenchym, in welches eine grosse Zahl von Fibrovasalsträngen mit starken Sicheln von dickwandigem Bast eingebettet sind. Die ganze Oberfläche desselben ist mit einer mehrfachen Schicht von stark verdickten sklerenchymatischen Zellen bedeckt, welche gegen den freien Innenrand nahezu die doppelte Dicke erreicht. Hier treten auch zerstreute Sklerenchymzellnester im dünnwandigen Parenchym auf. Eine grosse Zahl von Bündeln zieht in annähernd horizontaler Richtung in der oberen Nodalzone der Wand zwischen den längsangeordneten eigentlichen Wandbündeln hindurch radial bis ins Diaphragma, verläuft in dessen peripherischem

1) Falkenberg, Vgl. Unters. ü. d. Bau d. Veget.-Org. der Monocotyl. Stuttgart 1876.

Theil zumeist erst eine längere Strecke tangential und biegt dann unter den mannigfaltigsten Krümmungen und Verschlingungen bald mehr radial, bald mehr tangential ins Innere der Platte ein. Aus der unteren Nodalzone der Wand treten ebenfalls eine Anzahl von Bündeln in radial aufsteigender Richtung ein. Im innersten Theil gegen den freien Rand zu, ist der Bündelverlauf ein fast rein tangentialer. Die innersten Bündel verlaufen an den untersuchten Stellen in einfacher Schicht inmitten des Grundgewebes, etwas weiter nach aussen verlaufen sie, ziemlich dicht angeordnet, zu 3—4 über einander mit nur schmalen parenchymatischen Zwischenschichten. Durch zahlreiche Verschlingungen und Anastomosen ist ein förmliches Netz hergestellt. So bildet das Diaphragma mit seiner Sklerenchymhülle und seinen tangential gerichteten Fibrovasalbündeln eine sehr feste Gewebeplatte, welche tangential oder längs wirkendem Zug in allen ihren Theilen, besonders aber auch an ihrem inneren freien Rand, sehr bedeutenden Widerstand entgegensetzte. Die Verwachungsstelle der sich deckenden Blattenden, beziehungsweise der ihnen zugehörigen Diaphragmastücke, ist nicht erkennbar.

Genauerer Untersuchung zugänglich ist das schraubige Diaphragma nur an den Halbirungsschnittflächen¹⁾ und so weit man von hier aus in die spiralige Höhlung des Halmes hineinsehen kann. Dass es aber in gleicher Weise bis an die Basis und Spitze des gedrehten Halmes verläuft, ergab sich aus dem Versuch, kleine Kugeln von bis zu 1½ cm Durchmesser durch den Spiralgang rollen zu lassen, wobei man den Lauf der Kugeln auf seinem ganzen Wege nach dem Tone deutlich verfolgen kann. Ausserdem zeigte sich das gleiche Verhältniss an einigen Stellen, wo behufs näherer Untersuchung kleinere Internodialwandstücke ausgesägt wurden. Auf weiteres Öffnen wurde im Interesse der Erhaltung des Objectes verzichtet, da die zugänglichen Theile genügende Anhaltspunkte boten.

Im Gegensatz zum Diaphragma zeigt die anstossende Nodalportion der eigentlichen Halmwand keine besonders ausgiebige Verfestigung gegen tangentialen Zug, abgesehen von einer Anzahl der hier von Aussen in den Halm eintretenden radialen Bündel, welche bereits in der äusseren Wandschicht ein Stück weit tangentiale Richtung einschlagen und stellenweiser tangentialer Anastomosen. Die tangentiale Versicherung beruht wesentlich auf der festen Verbindung mit dem überaus festen Diaphragma.

1) Vgl. Fig. 3 a u. b Taf. VII.

Die internodiale Halmwand des gedrehten Abschnittes zeigt gewisse Verschiedenheiten gegenüber normalen Internodien. Während im normalen Halm, abgesehen von den untersten Internodien, die Wanddicke sich nur sehr langsam ändert, d. h. nach oben abnimmt, findet beim Uebergang vom gedrehten zum ungedrehten obersten Stück eine auffallend rasche Abnahme statt. Die Wand der gestreckten Internodien misst 3,4--3,6 mm, während dieselbe im nächst benachbarten gedrehten Theil ca. 4,6 mm misst und nach abwärts noch etwas weiter, wenn auch sehr langsam, zunimmt.

Ein normaler Halm von *Bambusa vulgaris*, den ich der Länge nach median spaltete, ergab, abgesehen von gewissen Unregelmässigkeiten, welche oft auf dem nämlichen Querschnitt sich zeigen, folgendes: Die Wanddicke der Internodien nimmt von unten nach oben sehr langsam und gleichmässig ab. Die geringste Wanddicke findet sich durchgehends in der Internodiumsmitte, manchmal freilich auch in dessen oberer Partie. Nach abwärts nimmt die Wanddicke etwas mehr, nach aufwärts etwas weniger zu. Im gedrehten Halm zeigt sich dagegen in den gedrehten Theilen durchgehends die untere Internodialzone etwas stärker verdickt als die obere. Das gestreckte Internodium dagegen verhält sich normal.

Die mikroskopische Untersuchung ergab auf Querschnitten durch die betreffenden Wandtheile, dass in der oberen Zone des Internodialbandes die Fibrovasalbündel im Allgemeinen etwas dichter angeordnet und in radialer Richtung etwas mehr gestreckt, in tangentialer etwas mehr verschmälert sind, als in der unteren Zone. Die einzelnen Elemente lassen zwar keinen ganz sicheren Unterschied der Form erkennen, weder innerhalb der Bündel noch im parenchymatischen Grundgewebe, nur erscheint letzteres in der unteren Zone um einen geringen Betrag dickwandiger. Der Unterschied in der Gestalt des Querschnittes der Bündel tritt übrigens nur in der äusseren Wandschicht hervor. Querschnitte aus entsprechenden Internodialzonen normaler Halme zeigten ihn nicht. In der Nodalportion der Wand waren übrigens keine sicheren Unterschiede zwischen dem gedrehten und normalen Halme festzustellen.

§ 2.

Der Faserverlauf und sein Verhältniss zu den Blatinsertionen.

Bevor ich die wesentlichen Momente hervorhebe, muss ich in Kürze auf die Möglichkeit eingehen, den Verlauf der Längsfaser äusserlich am Halme nachzuweisen. Die Halminternodien zeigen bei

genauerer Betrachtung feine parallele Rillen, welche gerade noch für das blosse Auge sichtbar sind und längs der normalen Internodien genau longitudinal verlaufen. Diese Rillen entsprechen in den gedrehten wie den nicht gedrehten Halmstücken genau der Faserrichtung, wie die makro- und mikroskopische Untersuchung lehrt. Dieselben sind nicht ganz gleichweit von einander entfernt, 4—6 gehen auf 1 mm. Minimale Abweichungen sind bei der Verfolgung nicht ausgeschlossen, besonders an den Knoten, wo Unterbrechung stattfindet. Indessen finden sich beiderseits der Knoten schwache Längsrinnen in grosser Zahl, welche feinen Sprüngen entsprechen, welche das Gewebe unterhalb (resp. innerhalb) der Blatininsertionen, zum Theil auch diese selbst durchsetzen. Sie bieten weitere sichere Anhaltspunkte. Die Rillen entsprechen dem Wechsel von oberflächlichen Sklerenchymbündeln mit schmalen Streifen parenchymatischen Gewebes.

Wie schon in der allgemeinen Beschreibung erwähnt, ist der Halm an seiner etwas gekrümmten Basis, wo die Blätter, wenn auch abnorm, doch nicht spiralig angeordnet sind, nicht gedreht. Die Rillen verlaufen hier der Länge nach, ausser wo sie durch die mächtig entwickelten Innovationsknospen auf die Seite gedrängt wurden. Auch nach Beginn der spiraligen Blattstellung ist noch keine Andeutung von Halmdrehung zu bemerken, so lange das Internodialfeld kurz bleibt. Dies dauert durch $2\frac{1}{8}$ Umgänge bis jenseits der Achselknospe des 5. Blattes der Spirale (median hinten vgl. Fig. 1 a). Dann aber tritt plötzlich und ohne Uebergang, gleichzeitig mit stärkerer Streckung steiles Ansteigen der Insertionsspirale mit Krümmung und Schiefstellung der Faser, also Drehung des Halmes ein. Der Steigungswinkel der Insertionsspirale nimmt von diesem Punkte an im Allgemeinen zu bis über die Halmmitte und nimmt am oberen Ende schliesslich wieder ab. Seine mittlere Grösse für je einen Umgang, gemessen längs der Mediane der Vorderseite, ist in der Tabelle I angegeben. Im Einzelnen ergeben sich aber für kürzere Strecken sehr bedeutende Schwankungen. Vor Allem erreicht die Steigung zu Anfang und wieder am obersten Ende ungemein hohe Werthe. Zwischen diesen beiden Extremen, welche gar nicht in die Tabelle aufgenommen sind, finden kleinere Schwankungen statt.

Kurz vor dem Beginn der Streckung steigt die Blatininsertion unter einem Winkel von $8-10^{\circ}$ an, das Internodialfeld ist nur ca. 1 cm hoch und der Faserverlauf longitudinal, dann steigt mit einem Male die anodische Insertionshälfte des 5. Blattes in einer steilen, nach oben convexen Krümmung unter einem anfänglichen Winkel von nicht

weniger als 70° an. Dieser Winkel vermindert sich dann freilich wieder nach einem halben Umgang auf ca. $13-14^\circ$, um von da, wenn auch langsamer, neuerdings und zwar gleichmässig zu steigen. Mit der plötzlichen Zunahme des Steigungswinkels der Insertionsspirale verbreitert sich das Internodialfeld auf das $6\frac{1}{2}$ fache, dabei krümmen sich die bisher der Längsachse parallelen Fasern ebenso plötzlich stark nach links, indem sie der steilen Insertion zustreben und sie unter nahezu 90° treffen. Zuletzt läuft die Blattspirale mit dem anodischen Ende des 54. Blattes im letzten viertel Umgang in **S**-förmiger Krümmung aus, indem sie sich an das normal inserirte 55. Blatt anlegt. Inmitten der letztgenannten Krümmung erreicht sie plötzlich wiederum einen Steigungswinkel von ca. 73° .

Ueber die Neigungswinkel der Faser, die Länge der letzteren in den verschiedenen Stücken des Internodialfeldes, dessen Maass in der Längsrichtung des Halmes, sowie den jeweiligen Halmumfang geben die Tabellen I und II hinlänglichen Aufschluss.

An den Stellen, wo Verzweigungsknospen im oberen Halmstücke ausgebildet sind, findet sich meist eine lokale Krümmung der Faser. Diese verdankt sichtlich der Knospe ihre Entstehung, ähnlich wie wir es noch viel ausgeprägter an den nicht gestreckten Internodien der Halmbasis sahen.

Ausser den durchgehenden geringen Abweichungen der Kreuzungswinkel von Faser und Insertion von einem Rechten, wie sie die Tabelle I angibt, findet man allgemein und zwar zunehmend mit der Verlängerung des Internodialfeldes folgendes Verhalten: Es erscheinen meist die beiden Winkel links von der verfolgten Faser ober- und unterhalb der Insertion etwas grösser, namentlich der untere. Dies ist natürlich nur durch eine schwache Krümmung der Faser selbst möglich. Zwischen je zwei Umgängen der Insertionsspirale verläuft die Faser nämlich nicht in gerader Linie, sondern in einer sanften Kurve, welche ihre Convexität nach rechts resp. oben kehrt.

Oefter finden sich kleine Aufbauchungen und Einziehungen der Halmwand, welche lokal etwas stärkere Störungen bedingen und welche mit den noch zu besprechenden Einrissen der Diaphragmplatte, gelegentlich auch mit Drehungen der dadurch entstandenen Bruchstücke um eine der Insertionslinie parallel gerichtete Achse zusammenhängen. Was die Beziehungen zwischen den zunehmenden und abnehmenden Winkeln der Insertionsspirale und Fasern einerseits und der Länge und Dicke der Internodialfeldumgänge andererseits anlangt, so geben auch hierüber die beiden Tabellen Aufschluss.

§ 3.

Die Dickenverhältnisse des Halmes.

Während der normale Bambushalm sich nach oben langsam verjüngt, wächst beim gedrehten der Durchmesser eine längere Strecke hindurch in auffallendem Grade, so dass im unteren Theile des Halmes bis zum 140. Centimeter annähernd die Gestalt eines umgekehrten schlanken Kegelstumpfes entsteht. Von hier an bis zum 160. Centimeter bleibt der Durchmesser etwa gleich, um schliesslich wieder abzunehmen. Obschon Unregelmässigkeiten vorhanden sind, ist doch die umgekehrt kegelförmige Gestalt der unteren Partie überraschend. Sie zeigt sich noch auffallender in den Maassen als für das Auge, was daher rührt, dass der Halm in verschiedener Höhe abwechselnd von verschiedenen Seiten her ein wenig zusammengedrückt ist. Die Gestalt des Durchschnittes wechselt daher etwas. Oefter ist derselbe ähnlich wie an dem Trennungsschnitt der beiden Hälften etwas elliptisch oder rundlich oval.

Ich war anfänglich der Meinung, die Aufbauchung rühre ausschliesslich von dem ungleichen Verbreiterungswachsthum des Internodialbandes, also dem Längenwachsthum der Faser her. Indessen zeigte sich bei genauerer Messung, dass einen sehr beträchtlichen Antheil an derselben abnorm starkes tangenciales Wachsthum, also Verlängerungswachsthum des Internodialfeldes nimmt. Die Maasse dafür finden sich in der Tabelle I. In geringem Grade ist daran übrigens auch radiales Dickenwachsthum der Wand betheiligt, wie schon in II. § 1 erwähnt wurde. Diese radiale Wandverdickung erscheint relativ am stärksten im obersten Theil und nimmt zwar absolut nach abwärts etwas zu, aber relativ, gegenüber den Wanddicken normaler Halme langsam ab. Am oberen Ende des gedrehten Stückes haben wir den directen Vergleich mit den angrenzenden gestreckten Internodien. Weiter abwärts bleibt nur Vergleich mit dem Verhalten normaler Halme übrig. Während die radiale Verdickung im obersten Theile $c a$ 0,1 cm (also auf den kreisförmigen Umfang um 0,2 cm grösseren Durchmesser erzeugend) beträgt, können wir sie in der Halmmitte auf etwa 0,05 cm schätzen. Das würde dann, wenn die Dickenzunahme ausschliesslich centrifugal erfolgt wäre, die geringe Umfangvergrösserung von 0,3 cm ausmachen. Ohne sie würde demnach der Halm beim 140. Centimeter statt 23,2 cm nur 22,9 cm Umfang messen.

Wie aus der Tabelle zu ersehen, steigt das Maass des zum Faserverlauf senkrechten (tangentialen) Wachsthums von unten nach oben

bis zum 120. resp. 130. Centimeter; hier erreicht es sein Maximum mit 20,55 bzw. 19,6 cm, um dann wieder abzunehmen. Dabei mindert sich der gesammte Halmumfang nur sehr langsam und auch das Maass des tangentialen Wachstums fällt, wenn auch etwas rascher, doch auffallend langsam, so dass es erst dicht unter den normal-gestreckten Internodien auf die Grösse des basalen oder ein wenig unter sie sinkt. Gleichzeitig wächst der Steigungswinkel der Insertions-spirale noch eine längere Strecke aufwärts ununterbrochen. Im Durchschnitt nimmt auch der Kreuzungswinkel von Faser und Insertion, wenn auch nur um einen minimalen Betrag zu.

§ 4.

Die Unregelmässigkeiten in der Gestalt des Internodialfeldes.

Der Querschnitt des gedrehten Halmstückes ist meist nicht genau kreisförmig, wie schon früher erwähnt. In den unteren Partien des Halmes, zusammenfallend mit geringerem Steigungswinkel der Insertionsspirale, tritt die letztere meist ein wenig über die allgemeine Oberfläche hervor. Mit zunehmendem Steigungswinkel bildet zwar ebenfalls der Insertionsrand eine etwas vortretende Kante, aber die ganze Insertion sinkt mit dem anstossenden Theil des Internodialfeldes, besonders mit dem unterhalb angrenzenden, etwas ein. Dem gegenüber baucht sich der untere Theil des Feldes deutlich auf. Die eingesenkte Partie nimmt etwa das obere Drittel des Internodialfeldes ein, die aufgebauchte die unteren zwei Drittel. Als Beispiel für das Maass dieser Verhältnisse diene das 43,7 cm lange Halmstück zwischen Centimeter 102,3 und 146. Legt man einen scharf angezogenen unelastischen Faden in einer Entfernung von 3 cm oberhalb der Insertionskante um den Halm, so beträgt die Länge des spiraligen Internodialfeldstückes 107,2 cm; legt man dagegen den Faden $1\frac{1}{2}$ bis 2 cm unterhalb der Insertion in gleicher Weise an, so misst das gleiche Internodialfeld nur 99,3 cm, also um 7,9 cm weniger. Die Strecke umfasst $2\frac{1}{8}$ Umgänge des Internodialfeldes. Aehnliche Verhältnisse zeigt der ganze stärker gedrehte Theil des Halmes. Diese Einziehung, resp. Aufbauchung zeigt sich ebenso, wenn auch durch die etwas grössere Wandstärke der unteren Internodialfeldzone etwas gemindert, in der Gestalt der Halmhöhlung. Höher oben wie tiefer abwärts mindert sich der Unterschied, noch weiter nach unten verschwindet er ganz. Ausserdem aber finden sich, ganz besonders höher oben am Halm, im vierten Fünftel der Internodialfeldbreite, dem Wulst entsprechend höckerartige locale Auftreibungen und unter-

halb derselben besonders tiefe Einsenkungen, ein oder das andere Mal sogar, wenn auch ganz flache Gruben. Oefter aber wenigstens auffallend abgeflachte Stellen. Die Abflachungen und Gruben entsprechen radialen Einrissen der Diaphragmaplatte, die stärkeren Aufreibungen Drehungen einzelner, beiderseits durch Einrisse abgegrenzter Plattenstücke. Zwischen den einzelnen weniger gekrümmten, flachen oder sogar etwas eingezogenen Stellen der Insertionszone ist die Wand stellenweise im Verhältniss zum Gesamtumfang auf dem Querschnitt etwas zu stark gekrümmt. Diese Wandpartien entsprechen den ganz gebliebenen längeren Diaphragmaabschnitten zwischen je zwei Einrissen.

§ 5.

Die Gewebezerrissungen.

Es sind hier mehrerlei Erscheinungen zu besprechen. Zunächst in die Augen fallend sind zahlreiche dem Faserverlauf folgende kürzere Rinnen und feine Spalten, welche sich beiderseits der Insertionsspirale finden. Dieselben sind für die Drehung des Halmes ohne Bedeutung. Sie sollen daher zuletzt besprochen werden. Dann kämen die Gewebezerrissungen, welche sich an den Orten plötzlicher starker Krümmung der Insertionsspirale, beziehungsweise der Faser zeigen, und endlich die weit klaffenden radialen Einrisse des Diaphragmas. Letztere, als besonders wichtig, wären zuerst ins Auge zu fassen.

Von der Trennungsstelle der beiden Halmhälften aus¹⁾ übersieht man die Verhältnisse hinreichend auf eine Strecke von $30\frac{1}{2}$ cm Länge. Die ins Innere der Halmhöhlung ragende Gewebeplatte ist in einzelne Stücke zerrissen. Die Einrisse reichen verschieden weit, bald nur bis etwas über die Hälfte der Platte, meist aber tiefer. Vielfach ist das ganze Diaphragma bis zur Halmwand durchrissen. Die Entfernung der einzelnen Risse ist wechselnd, so dass die Plattenstücke verschieden gross sind. Manchmal sind letztere stark nach aufwärts gerichtet. An verschiedenen Stellen hängen noch herausgerissene Fibrovasalbündel aus den Rissflächen und an einer sind zwischen zwei weitklaffenden Rissrändern mehrere Bündel frei ausgespannt, welche bei der Streckung dem Zuge widerstanden haben, vermuthlich durch Geradezerrung aus ursprünglich gebogenem Verlauf. Die Richtung der Einrisse ist meist radial, namentlich in den äusseren

1) Vgl. Fig. 3a und b.

Theilen der Platte, in den innern aber öfter auch schief und sogar an einzelnen Stellen auf kurze Strecken tangential. In letzterem Fall entstehen unregelmässige lange Lappen, welche tief in die Höhlung hineinreichen. Das Aussehen der Rissränder, welche nur an wenigen Stellen Vernarbung zeigen, beweist, dass die gewaltsame Trennung erst spät nach weit vorgeschrittener Ausbildung erfolgt sein kann. Sie sind meist uneben, scharfkantig, wie zerbrochen. Die von einander getrennten Ränder stehen zum Theil unter spitzem, zum Theil aber auch unter rechtem und sogar stumpfem Winkel von einander ab, der eine Rand manchmal steil abwärts, der andere steil aufwärts gerichtet.

Die von unten nach oben folgenden, innerhalb der durch den Querschnitt geöffneten Höhlung sichtbaren Bruchstücke wurden gemessen längs der äusseren Insertionsspirale, indem die Bruchstellen mittelst starker Stahlnadeln, welche durch die Wand getrieben worden waren, kenntlich gemacht wurden. Auf eine Halmlänge von 30,5 cm und ein Stück der Insertionsspirale, welches von der Mitte des Blattes 32 bis fast zur Mitte des Blattes 38 reicht und auf $2\frac{5}{6}$ Umgänge im ganzen 69,8 cm misst, kommen acht Bruchstücke des Diaphragmas. Dieselben sind aussen längs der Insertionslinie gemessen, von unten nach oben 10,0 cm, 10,9 cm, 6,1 cm, 10,0 cm, 10,0 cm, 3,0 cm, 8,5 cm und 10,5 cm lang. Jedem Einriss entspricht äusserlich eine Abplattung, event. kleine Einziehung (Concavität), welche besonders deutlich wird bei den tiefsten Einrissen. Jedem grösseren zusammenhängenden Stück entspricht je eine stärkere Krümmung des Halmumfanges.

An zwei Stellen finden sich auch in der äusseren Halmwand Gewebezerrissungen, welche dem Faserverlauf folgen und welche bereits zu Lebzeiten des Halmes während der Streckung entstanden sind. Dieselben durchsetzen die Blatinsertionen 6a und 54. Die erstere ist bis heute in unveränderter Gestalt, wie sie entstanden ist. Die letztere (s. Fig. 2a Taf. VII) vergrösserte sich, seit der Halm in meinem Besitze ist, nicht unbedeutend durch die Austrocknung. Während der Riss anfangs etwa 6 cm lang und etwa 3 mm breit war, hat er sich an der Blatinserktion jetzt zu 6 mm Breite erweitert und reicht nach oben über die 55. Insertion und nach unten über die Spiralumgänge bis zur Achselknospe von Blatt 50. In der Nähe der Insertion 54 sind die Rissränder etwas entfärbt und das Gewebe etwas zersetzt, an einer Stelle auch etwas gebräunt und mit schmalem Narbenrand gesäumt. Obwohl offenbar kein Substanzverlust stattge-

funden hat, passen die Ränder nicht mehr auf einander; der linke Rand ist mehr gekrümmt als der andere und beide sind longitudinal etwas aus einander geschoben. Der Riss durchsetzt zusammen mit der Faser sehr spitzwinkelig die steilste Stelle der Insertion, wo sie mit einem Winkel von ca. 73° aufsteigt. Nur 1 cm unterhalb treffen die Fasern bereits wieder fast senkrecht auf die hier nach links abbiegende Insertion. Rechts oberhalb wird der Kreuzungswinkel ebenfalls rasch wieder stumpfer. Es mussten bei der Streckung hier ganz bedeutende Zerrungen stattfinden, die ein Einreißen so gut wie unvermeidlich machten. Gleichzeitig reicht die mit der Insertion 54 verwachsene (ringförmige) Insertion 55 auf dieser Halmseite um nicht weniger als 2,5 cm tiefer abwärts als auf der andern, was hier wirksam gewesene starke longitudinale Zugkräfte anzeigt.

Aehnlich mussten bei dem kurzen aber klaffenden Riss durch eine sehr auffällige extraspirale, gegenläufige Blattinsertion (6 *a* s. Fig. 2 Taf. I) in dem Internodialfeldstück zwischen Blatt 5 und 7 local vergrößerte Spannungen entstehen. An dem gleichen Punkte, an welchem Blatt 5 anodisch endet in Verwachsung mit Blatt 6, beginnt das ebenfalls mit Insertion 6 verwachsene kathodische Ende der genannten rudimentären Blattinsertion 6 *a*. Auch dieser umgekehrt S-förmigen, in der Mitte sehr steil aufsteigenden Insertion wenden sich die hier stark gekrümmten Fasern zu, erreichen aber nur eine ziemlich spitzwinkelige Schneidung. $1\frac{1}{4}$ Umgänge tiefer beginnt die Streckung und das Internodialfeld erreicht bereits eine Höhe von über 9 cm. Dann erniedrigt es sich neuerdings, misst nach genau einem Umfau noch etwas über $6\frac{1}{2}$ cm und zieht sich nach einem weiteren $\frac{1}{4}$ Umlauf — gerade über dem oberen freien Ende von Insertion 6 *a* — auf $4\frac{1}{2}$ cm zusammen. Jenseits dieser Stelle erreicht es nach einem weiteren $\frac{1}{4}$ Umgang wieder $6\frac{1}{2}$ cm Höhe. Das scharfe, nach oben offene Knie der darüber befindlichen Insertion von Blatt 7 bildet einen Winkel von 150° . Die antidrome Blattinsertion 6 *a* mit ihrer zweifellos vorhandenen, aber wohl nicht sehr stark ausgebildeten diaphragmatischen Leiste auf der Wandinnenseite bildete somit die Hemmungsursache für die internodiale Streckung. An dem Punkte der stärksten Spannung, resp. des geringsten Widerstandes mitten in der Insertion 6 *a*, entstand ein Riss in der Richtung des Faserverlaufs. Derselbe ist deutlich narbig umrandet, muss somit schon sehr frühe entstanden sein, während das Gewebe noch regenerationsfähig war.

Im Interesse der Erhaltung des Objectes musste ich darauf ver-

zichten, die Ausbildung des Diaphragmas an dieser Stelle zu untersuchen. Dass sie eine relativ geringere ist, ist daraus zu schliessen, dass der Spiralkanal der Halmhöhle auch an dieser Stelle, wie schon früher erwähnt, für $1\frac{1}{2}$ cm dicke Kugeln durchgängig ist.

In Betreff der zahlreichen Risse, welche der Halm zur Zeit (Oct. 1896) zeigt, habe ich zunächst zu bemerken, dass dieselben ihre jetzige Gestalt erst angenommen haben seit sich der Halm in meinem Besitz befindet. Sie waren als ich ihn erhielt (Sept. 1890) kaum angedeutet als schwache Furchen. Die hier gegebene Darstellung wurde bereits März 1891 niedergeschrieben: „Sehr auffallend sind die schon erwähnten seichten und kurzen Furchen, welche in der Faserrichtung beiderseits der Insertionsspirale verlaufen, resp. die Insertion durchsetzen und verschieden lang sind. In der Regel sind sie etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ so lang als das Internodialfeld und besitzen auf dem Grund zumeist feine Risse. Einzelne sind auch länger und correspondiren dann mit den Rinnen des nächst höheren oder niederen Insertionsumganges. Abgesehen von den untersten 4—6 Umgängen finden sie sich über den ganzen Halm in Abständen von meist zwischen 5 und 17 mm. Diese Furchen entsprechen, auch wo sie äusserlich keine sichtbaren Spalten in ihrem Grunde führen, radialen Geweberissen, die auf dem Querschnitt in der Tiefe der Halmwand sichtbar werden. Die Risse sind meist 1— $1\frac{1}{2}$ mm breit und reichen, soweit sie untersucht werden konnten, meist nicht bis zur Innenfläche der Halmhöhlung, resp. bis zum Diaphragma. Manchmal ist auf der Innenfläche eine correspondirende, kaum sichtbare Rinne erkennbar. Nach aufwärts und abwärts von der Insertion aus reichen sie nicht weiter als die äusserlich erkennbare Furche, indem sie in immer feiner werdende rasch endigende Spalten auslaufen. Die Spalten durchsetzen also in der Faserrichtung radial die Halmwand, ohne die darüber ziehende Blatininsertion und den unterhalb angrenzenden Theil des oberflächlichen Internodialgewebes zu zerreißen. Die Insertion ist an der betreffenden Stelle nur ein klein wenig eingezogen. Meist erst 3—6 mm tiefer zeigt sich der Riss, welcher mit demjenigen oberhalb der Insertion correspondirt, wieder auf der Oberfläche. Vereinzelte solche Risse gehen übrigens dennoch durch, indessen ist die Durchreissung erst seit der Halm in meinem Besitz ist durch stärkere Austrocknung im geheizten Zimmer entstanden.“

Mit den radialen Einrissen des Diaphragmas, welche früher besprochen wurden, correspondiren diese „inneren Geweberisse“ der Insertionswand so gut wie nie: Sie sind reine Austrocknungser-

scheinungen. Dass sie mit der Zwangsdrehung nichts zu thun haben, geht sicher daraus hervor, dass sie sich im obersten normalen Halmknoten genau in derselben Weise finden. Sie entstanden offenbar dadurch, dass das innere parenchymreiche Gewebe der verdickten Insertionszone durch die Austrocknung starken tangentialen Spannungen ausgesetzt war. Der Zugspannung ausreichend widerstehende tangential gerichtete mechanische Elemente sind an dieser Stelle nicht genügend vorhanden. Viele der ursprünglich sehr feinen Rinnen und Spalten haben seitdem sich durch die zunehmende Austrocknung vergrößert, so dass der Halm zur Zeit von zahlreichen stärkeren Rissen durchzogen wird.

§ 6.

Die Blattstellung.

Die Blattstellung scheint auf den ersten Blick, entsprechend der spiraligen Gesamttinsertion, regelmässig spiralig. Bei genauerer Untersuchung stellt sich freilich heraus, dass die Sache verwickelter ist und dass der spiraligen Gesamttinsertion die Deckung der einzelnen Blätter nicht entspricht. Nach der Stellung der Knospen, soweit solche vorhanden sind, erscheint die Blattstellung im basalen Halmtheil dreizeilig, im oberen Theile des gedrehten Stückes gewunden zweizeilig, dabei übrigens ziemlich unregelmässig und im obersten gestreckten Stück wiederum mehr oder weniger dreizeilig. Dem grössten (mittleren) Theile des gedrehten Stückes fehlen Achselknospen, in ähnlicher Weise wie sie auch den entsprechenden Partien der normalen hochwüchsigen Bambusen zu fehlen pflegen.

Um die Blattstellung genauer zu bestimmen, ist es nöthig, den genetischen Mittelpunkt der Blatinsertionen festzustellen. Normale Bambusenhalm und ganz junge Sprosse von *B. vulgaris* Wendl. aus dem Frankfurter Palmengarten, welche ich prüfte, ergaben Zusammenfallen der Knospenmitte mit dem Punkte geradlinigen Längsverlaufs der in die Scheide austretenden Fibrovasalbündel, wogegen die seitlich austretenden Bündel gegen diesen Punkt etwas geneigt sind. Bei dem gedrehten Halme fällt dagegen fast regelmässig die Knospe, wo eine solche vorhanden, auf die kathodische Seite dieses Punktes, welcher wohl dem Primordium des jeweiligen Blattes entspricht, wie beim normalen Bambus. Die Achselknospe ist wohl erst eine secundäre Bildung. Zuerst entstehen die mittleren, dann erst die seitlichen Blattspuren im Grashalm. Wollte man übrigens, da ja kein absoluter Beweis zu führen ist, trotz obiger Erwägung am gedrehten Halme die Achselknospe als der genetischen Blattmitte entsprechend an-

nehmen, so würde das keine weitere Bedeutung haben. Die Divergenzen würden im ganzen dieselben bleiben. Nicht einmal die besonders zu betonende Thatsache, dass die kathodische Insertionshälfte fast regelmässig breiter ist als die anodische, würde sich wesentlich ändern, denn von der Knospe als genetischer Insertionsmitte gerechnet wäre unter 20 knospentragenden Blättern dennoch bei 16 die kathodische Hälfte die breitere.

Die untersten und obersten Blätter bieten besondere Verhältnisse dar, welche zunächst besprochen werden sollen. Das Basalstück des Halmes¹⁾ zeigt zu unterst, soweit dies der sehr schief geführte Schnitt zu erkennen gestattet, vier getrennte Blattknoten, welche, abgesehen von der Zahl und Stellung der zugehörigen Knospen, auf den ersten Blick normal gestaltet erscheinen. Die zwischenliegenden Internodien sind nahezu gleichlang und messen zwischen $1\frac{1}{2}$ —4 cm. An dem Punkte, wo die sehr erweiterten (Innovations-)Knospen hervortreten, welche die ganze Länge der durch sie local verlängerten Internodien einnehmen, sind sie natürlich am längsten. Diese Verhältnisse liegen also genau wie am normalen Spross²⁾. Anders dagegen verhalten sich die Knoten selbst. Die beiden untersten sind leider nicht mehr mit voller Sicherheit zu entziffern. Es ist aber nicht unwahrscheinlich,³⁾ dass der I. (unterste) und III. von zwei dicht genäherten Blättern gebildet wurde. Bei dem III. wenigstens finden sich drei erhaltene Insertionsenden, eine Insertionsmitte mit gerade gerichteten Bündeln und eine zweite, angezeigt durch eine erhaltene Achselknospe.

Bei dem I. Knoten ist, nachdem nur mehr ein Insertionsende und überhaupt nur etwa $\frac{1}{3}$ des Knotenumfanges vorliegt, die Sache nur aus den ähnlichen Stellungsverhältnissen als möglich resp. nicht unwahrscheinlich zu erachten, ohne irgend einen weiteren Beweis. Wie der I. dem III., so dürfte — nur mit bedeutend grösserer Wahrscheinlichkeit — der II. dem IV. Knoten entsprochen haben. Die Insertionsenden entsprechen sich und ebenso auch die Stellung der einzigen Achselknospe. Der IV. Knoten wird bestimmt und der II. sehr wahrscheinlich von einem etwa $\frac{5}{4}$ der Peripherie umfassenden Blatte gebildet. Das Blatt des IV. Knotens trägt dabei 2 Achselknospen, eine vorne rechts, um ca. 60° von der Mediane seitwärts gerückt, die andere hinten fast in der Mitte, etwas nach links gerückt um etwa 150° von der ersteren entfernt. Die vorhandene Achselknospe des

1) Vgl. Fig. 1a und 2.

2) Vgl. Fig. 5.

3) Vgl. Fig. 18b.

II. Blattes entspricht der erstgenannten des IV., nur ist sie ein wenig nach rechts verschoben. Das hintere Stück des 2. Internodiums fehlt leider vollkommen.

Die Achselknospen der untern vier Knoten bilden mit denen der untersten Blätter der Blattspirale drei deutliche Längsreihen, vorn rechts, vorn links und hinten median. Den Achselknospen entsprechen hier auch vollständig oder nahezu vollständig die genetischen Mittelpunkte ihrer deckenden Blätter, bis auf die Fälle von Zweiknospigkeit. Beim IV. Knoten fallen Geradläufigkeit der Bündel und Stellung der rechts vorne befindlichen Knospe zusammen, wogegen das Verhältniss an der median hinteren leider nicht mehr erkennbar ist.

Oberhalb des IV. Knotens beginnt mit freiem unterem Ende die linksläufige Blattspirale, welche anfangs eng ist, dann sich rasch mit der Streckung erweitert. 54 einzelne Blattinsertionen bilden die 29 Spiralumgänge.

Da die nur wenig schwankende Breite der Blattbasen im Durchschnitt $\frac{11}{12}$ eines Spiralumganges am gedrehten Halm beträgt, so ist die 682,2 cm lange Blattspirale grösstenteils aus je zwei dicht übereinanderfallenden Insertionen gebildet. Auf je $\frac{7}{10}$ eines Umganges treffen zwei Insertionen, mit anderen Worten, die Ränder der Blätter decken sich soweit, dass durchschnittlich nur je $\frac{3}{10}$ eines Umganges von einer einzigen Insertion eingenommen werden. Auf diese $\frac{3}{10}$ trifft fast ausnahmslos die genetische Insertionsmitte, mit der kathodisch etwas verschobenen Achselknospe, wo eine solche vorhanden ist.

Die Insertionsbreite der Blätter am gedrehten Halmstück ist eine bedeutend geringere, wie am normalen Halm. Sie schwankt zwischen $\frac{5}{6}$ und $\frac{8}{7}$ des ungedrehten Halmumfanges, nach dem Faserverlauf berechnet. Fünf Blattinsertionen sind nicht ganz umfassend, zwei haben genau die Breite des ungedrehten Halmumfanges und alle übrigen (47) sind etwas breiter, sie messen zwischen $\frac{181}{180}$ und $\frac{8}{7}$. Die Durchschnittsbreite sämtlicher Blattinsertionen beträgt $\frac{21}{20}$ des ungedrehten Halmes.

Auffallend sind die Deckungsverhältnisse der Blätter. Die Deckung ist in complicirtem Wechsel eine auf- und absteigende und im bei Weitem grössten Theile des Halmes ganz regelmässig. Je drei aufeinanderfolgende Blätter verhalten sich gleich. Diese Ordnung beginnt mit dem 2. Blatte der Spirale und ist folgende (vergl. Fig. 14 a):

Blatt zwei beginnt oberhalb (innerhalb) des anodischen Endes von Blatt eins und endigt unterhalb (ausserhalb) des kathodischen Endes von Blatt drei;

Blatt drei beginnt oberhalb Blatt zwei und endigt oberhalb Blatt vier;

Blatt vier beginnt unterhalb Blatt drei, endet unterhalb Blatt fünf;

Blatt fünf verhält sich wiederum wie Blatt zwei u. s. w.

Am oberen Theil des Halmes wird diese Ordnung an zwei Stellen gestört und dann findet sich fast durchgehends einfach aufsteigende Deckung, somit rein spiralige Stellung. Von den 54 Blättern der Spirale folgen 45 der Regel.

Die Insertion des ersten (untersten) Spiralblattes beginnt rechts hinten 2,2 cm oberhalb des vierten Knotens der Halmbasis und zwar frei. Fast senkrecht darüber in 0,8 cm Entfernung endigt sie. Die Steigung ist also bei $8\frac{1}{2}$ cm Internodialdurchmesser eine minimale. Das zweite Blatt beginnt vorne links, dem ersten dicht genähert, nahe dessen Insertionsmitte.

An die Spirale schliesst sich, ihr oberes Ende berührend, eine Insertion von normaler Stellung mit zwei genäherten Achselknospen. Die genetische Blattmitte müsste man hier in der Mitte zwischen den beiden Knospen suchen, denn das ganze 6,5 cm auf 18 cm Umfang breite Insertionsstück unterhalb und zwischen den zwei Knospen besitzt gerade gerichtete Blattspuren. Letztere neigen sich erst seitlich der beiden Knospen diesen zu. Das oberste, ebenfalls normal gestellte Blatt schliesslich, welches die beiden normal gestreckten Internodien trennt, besitzt eine den beiden vorhergehenden opponirte Knospe und entsprechenden genetischen Mittelpunkt. Also haben wir am oberen Halmende, abgesehen von der abnormen Näherung der Knospen des vorletzten (55.) Blattes, wieder dreizeilige Knospenstellung. Die auffallende Unterbrechung der dreizeiligen Knospenstellung inmitten, die zunächst unbegreiflich scheint, löst sich aber, wenn man sich den Halm bis zu normalem Faserverlauf zurückgedreht denkt, in regelmässige Ordnung auf, denn auch hier finden wir dreireihige Blattstellung, die ursprünglich regelmässig angelegt, erst durch die Drehung unkenntlich geworden ist.

Der Faserverlauf im jugendlichen ungedrehten Halme muss nothwendigerweise als geradläufig angenommen werden, da das unterste, nicht gestreckte Halmstück mit spiraliger Blattinsertion ja ebenfalls geradläufige Faserung besitzt.

Aehnlich dem von de Vries¹⁾ eingeschlagenen Verfahren wurde

1) Monogr. d. Zwangsdreh. p. 92 ff. Nach Delpino.

der Faserverlauf am ganzen Halme diagrammatisch festgelegt und die Blatinserktionen eingetragen. Dann erst wurden constructiv die schief verlaufenden Halmfasern gerade gerichtet. Diese constructive Zurückdrehung des Halmes ergab eine Blattstellung, welche der Divergenz $\frac{2}{3}$ sehr nahe kommt (vergl. Figg. 18 *a* und *b*). Die Insertionen sind dabei auffallender Weise nach dem langen Wege verwachsen. Von unten nach oben entfernt sich die Divergenz ein wenig von der angegebenen Grösse in folgender Reihe: $\frac{19}{29}$, $\frac{17}{26}$, $\frac{15}{23}$, $\frac{13}{20}$, $\frac{11}{17}$, $\frac{9}{14}$, $\frac{7}{11}$. Ich bemerke dazu ausdrücklich, dass diese Grössen nur angenäherte sind, aber doch die Verhältnisse recht gut wiedergeben. Mit dieser Feststellung gliedert sich nunmehr die Blatt- resp. Knospstellung des gedrehten Stückes der des ungedrehten organisch an. Am oberen Ende tritt zwar eine neue Störung ein in der genäherten Stellung der Knospen des 55. Blattes, aber die Zahlenverhältnisse entsprechen.

Die Feststellung dieser Verhältnisse geschah mittelst genauer Grundrisse in sehr grossem Maassstab und es ist mit dem Resultat ein weiterer Beweis geliefert für den Drehungsvorgang, denn es ist unmöglich anzunehmen, dass das Ergebniss der Zurückdrehung der Faser nur zufälligerweise eine so auffallende und charakteristische Blattstellung ergeben sollte, während die Anlage eine unregelmässige gewesen wäre. Als die Blattanlagen entstanden, war der Halm noch nicht gedreht. Die primäre Anordnung der Blätter und ihrer Bündel im Stamm, resp. ihre Verwachsung bedingt aber direct die Anordnung der Diaphragmen wie der Knotenausbildung. Anstatt einzelner getrennter Diaphragmen entstand hier eine zusammenhängende schraubige Platte und damit ein Hemmniss für die normale internodiale Streckung. Die Frage nach den Gründen der eigenthümlichen Stellung, Deckung und Verwachsung der Blattanlagen, sowie ihrer etwaigen morphologischen Bedeutung ist eine Sache für sich und hat mit der Mechanik der Zwangsdrehung nichts zu thun.²⁾

Mit den hier aufgezählten Thatsachen ist der unumstössliche Beweis geliefert, dass die auffallende Ausbildung des Halmes typischer „Braun'scher Zwangsdrehung“ ihre Entstehung verdanken muss. Ich behalte mir indessen vor, in die Discussion einzelner Verhältnisse, soweit nöthig, erst im mechanischen Theile dieser Arbeit einzutreten.

2) Ich werde zum Schlusse dieser Abh. auf die betr. Punkte kurz zurückkommen.

III.

Die Wachstumsverhältnisse normaler hochwüchsiger Bambushalme.

Zum Verständniss der Wachstumsintensität beim gedrehten Bambus war ein Vergleich mit den Wachstumsverhältnissen der Internodien normaler Halme unerlässlich.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben, diente mir als Vergleichsmaterial die im Frankfurter Palmengarten in reicher Auswahl cultivirte *Bambusa vulgaris* Wendl. Diese Art gedeiht unter den dortigen günstigen Culturbedingungen sehr gut, so dass die Halme, wenn auch nicht die gewaltigen Verhältnisse wie in ihrer tropischen Heimath, doch sehr ansehnliche Höhen und Durchmesser erreichen. Jedenfalls ist anzunehmen, dass die relativen Wuchsverhältnisse von jenen der Heimath nicht abweichen. In der Abhandlung „Physiologisches aus den Tropen“¹⁾ bemerkt G. Kraus wörtlich: „Es ist sehr interessant zu sehen, dass bei uns das Rohr kaum weniger kräftig wächst, als in seinem Vaterlande“. Ich trage daher auch kein Bedenken, meine Beobachtungen an den Bambusen des Frankfurter Institutes zum Vergleich heranzuziehen.

Nach freundlicher Mittheilung des Herrn Director Siebert erreichten die grössten Halme in $3\frac{1}{2}$ —4 Monaten eine Höhe von 16 m und die täglichen Längenzuwachse betrugen in der Zeit des kräftigsten Wachstums bis zu 15 und 20 cm,²⁾ manchmal auch bedeutend weniger, z. B. nur 5 cm. Es würde das den Angaben von G. Kraus über ähnliche auffallende Schwankungen in Java entsprechen. Die Lebensdauer der Halme soll etwa 10—12 Jahre, die der beblätterten Zweige 2—3 Jahre betragen. Wie lange die Innovationsknospen zu ihrer Entwicklung vom Momente des Entstehens bis zum Beginn der Streckung brauchen, war leider nicht festzustellen. Wie es scheint, eine ganze Reihe von Jahren. Die Zahl der Halme aus einem Stock ist oft eine sehr bedeutende; dabei sind sie von sehr verschiedener Stärke.³⁾ Bei den stärkeren Halmen beträgt die Zahl der knospenlosen Internodien öfter 7—10. Bei schwächeren, schlechter ausge-

1) I., „Das Längenwachsthum der Bambusrohre“, Anal. du jard. bot. de Buitenz. vol. XII, 1895, p. 196.

2) Die zu diesen Messungen vom Obergärtner benützte Stange mit noch erkennbaren Strichen habe ich selbst nachgemessen. Nicht ganz so grosse tägliche Zuwachse (von 8—9 cm) sah ich selbst im Palmenhause des Münchener bot. Gartens im Sommer des Jahres 1881.

3) Die Stöcke bedürfen einer sehr guten Ernährung. Sie erhalten im Frankfurter Palmengarten alle 14 Tage reichlichen Kuhdünger.

bildeten 5—6 oder noch weniger. Innovationsknospen finden sich meist noch 1—3 dicht oberhalb der Erde an nicht oder kaum gestreckten Internodien. Beispiele für die Maasse der Internodien, Längen und Querdurchmesser, in verschiedenen Altersstadien gibt beifolgende Tabelle III. Es sind die Maasse der über der Erde befindlichen Internodien ohne Innovationsknospen, also bedeutet „1. Internodium“ das unterste. Wo in der Tabelle unter „Querdurchmesser“ eine Zahl steht, ist das Maass in der Mitte des Internodiums genommen. In diesem Fall war kein oder nur ein ganz minimaler Unterschied zwischen den verschiedenen Internodiumsabschnitten, oder die Länge des Internodiums war eine ganz minimale, wie in den jüngsten Knospentheilen. Nur bei dem dritten und den beiden am Stock gemessenen Halmen vier und fünf, wo es mir auf Durchschnittsgrössen ankam, wurde auf die kleinen Unterschiede überhaupt nicht Bedacht genommen und nur in der Mitte gemessen. Wo zwei Zahlen für ein Internodium angegeben sind, bedeuten sie den unteren und oberen Querdurchmesser des Internodiums. Im ausgewachsenen Halm habe ich meist die Dicke des mittleren und unteren Theiles gleich, des obersten Stückes unterhalb des nächsten Knotens dagegen um ein Weniges geringer gefunden. Abgesehen von ganz jungen, noch wachsenden Internodien wurden die Umfänge mit genauen Maassbändern gemessen und daraus die Durchmesser berechnet. Die erste senkrechte Reihe gibt die Maasse einer fertigen Innovationsknospe, resp. eines jungen Sprosses kurz vor Beginn der Streckung (in ähnlichem Zustande wie die in Figur 5 Tafel I abgebildete). Von jedem Internodium ist hier nur ein Durchmesser, der mittlere angeführt. Dieser Spross war sehr gut entwickelt.

Die fertigen Innovationsknospen verholzen, bevor sie zur Streckung schreiten, ihre mächtige, basale Partie, was mechanisch nothwendig ist, wenn dies Fundament den starken Halm mit seiner Krone tragen soll.

Der in Streckung begriffene, wachsende Halm (Nr. 2 der Tab., Fig. 6, Taf. VII) hatte oberirdisch 163 cm Stammlänge, bis zur Spitze des die Endknospe einhüllenden äusseren Scheidenblattes ca. 193 cm. Der normal gestaltete Wurzelstock maass in seinem dicksten Theil, von vorn nach hinten senkrecht zu seiner am stärksten gekrümmten Oberfläche gemessen, 9,5 cm im Durchmesser. Die Blattscheiden, welche sich am gestreckten Stamm längs einer morphologisch vorgebildeten Linie nahe ihrer Insertion leicht ablösen, wurden behufs der Messungen entfernt. Knospenlose Internodien waren 7 vorhanden,

auch die unteren Internodien waren noch nicht vollkommen gestreckt, hatten aber zweifellos ihre endgültige Dicke erreicht, was schon aus der nahezu cylindrischen Gestalt des unteren Halmstückes bis zum 7. Internodium hervorging. Die oberen Internodien wurden zum Studium der Diaphragmaentwicklung benützt, der untere Theil des Halmes mit den 9 untersten gemessenen Internodien austrocknen gelassen. Dabei änderten sich die Maasse des 6. Internodiums, ohne ihren drehrunden Querschnitt einzubüssen, im Laufe einiger Monate im warmen Zimmer in folgender Weise:

	Fr i s c h	T r o c k e n	A b n a h m e
Länge	21,1 cm	19,3 cm	— 1,8 cm
Dicke oben	5,15	3,6	— 1,55
mitten	5,25	3,69	— 1,56
unten	5,25	3,1	— 2,15

Hieraus ist, abgesehen von dem damit übereinstimmenden Resultat anatomischer Untersuchung, sowie dem Vergleich mit dem Verhalten der entsprechenden Internodien anderer Halme, der Schluss zu ziehen, dass das Internodium zwar nicht seine Verholzung, aber sein Dickenwachsthum bereits abgeschlossen hatte und nur das untere Drittel noch im Längenwachsthum begriffen war. Das obere und untere Dickenmaass wurde übrigens $1\frac{1}{2}$ cm von der nächsten Insertion entfernt genommen. Die anderen Internodien verhielten sich entsprechend, die älteren schrumpften noch weniger. Die jüngeren schrumpften stärker zusammen und bildeten zunehmend mehr Längsfalten. Die Diaphragmen entsprechen in ihrer Entwicklung im Allgemeinen dem oberen Theil des nächst unteren Internodiums, resp. gehen ihm sogar voraus. Sie gehen frühe schon in einen gewissermaassen als knorpelig zu bezeichnenden Zustand über. — Die Reihen Nr. 3—6 geben die Dimensionen erwachsener alter Halme. Nr. 3 war kurz vorher abgeschnitten worden und befindet sich jetzt in der Aschaffenburg botanischen Sammlung. Nr. 6, ein alter, mehrere Jahre zählender, schwacher Halm, wurde in meinem Beisein abgeschnitten und sofort gemessen.¹⁾ Die beiden Nr. 4 und 5 wurden am Stock selbst gemessen, die Dicke ausschliesslich in der Mitte der Internodien.

Man sieht aus der Tabelle III wie im normalen, erwachsenen Halm (Nr. 3—6) die Internodienlängen rasch ansteigen, eine kürzere

1) Später wurde die Messung in ganz trockenem Zustand nochmals wiederholt, um einen Begriff zu bekommen von der Maassveränderung normaler Bambushalme beim Austrocknen. Das Maass des Schwindens war ein sehr geringes. Ich komme an anderer Stelle darauf zurück.

Strecke annähernd gleich lang bleiben und dann langsam wieder abnehmen. Denkt man sich die einzelnen Internodien von einander getrennt, längs aufgeschnitten, in die Fläche aufgerollt und mit den Längsrändern in einer Ebene so aneinandergelegt, dass ihre quer Medianen eine einzige gerade Linie bilden würden, so gibt dies einen Begriff davon, wie sich ein ursprünglich gleichbreites, ebenes Band verhalten würde, dessen einzelne Längsabschnitte den aufeinanderfolgenden Internodien entsprechendes intercalares Breitenwachstumsbestreben besäßen.¹⁾ Man kann von der mechanisch berechtigten Annahme ausgehen, dass ein ursprünglich gleichbreites Band mit den genannten ungleichen Wachstumsintensitäten seiner aufeinanderfolgenden Abschnitte, wenn es verhindert würde, sich am Rande einzurollen, die entstehenden Spannungen in ähnlicher Weise auszugleichen bestrebt wäre. Es müssten sich dabei nur die queren Mycelreihen des Bandes krümmen können. Die nahezu gerade Linie, welche die Mittelpunkte der sieben oberen Rechteckseiten der Fig. 19 verbindet, beweist, dass die Zunahme der Wachstumsintensität von unten nach oben annähernd in arithmetischer Progression erfolgt, resp. dass ein in ähnlicher Weise in die Breite wachsendes gerad- und parallelrandiges Band sich unter Beibehaltung seiner geradlinigen Ränder ungleich verbreitern würde. Ähnliche Ergebnisse lieferten alle darauf geprüften normalen Halme.

In der fertigen oder nahezu fertigen Innovationsknospe bildet der normale Halm vor der Streckung einen rasch sich verjüngenden Kegel oder richtiger eine Reihe von übereinanderstehenden kurzen, immer kleiner werdenden Kegelstümpfen, von denen die untersten bereits ihren endgiltigen Querdurchmesser besitzen und verholzt sind, während die Dimensionen der übrigen rasch abnehmen. Während der Streckung sind, wenigstens im Beginn derselben, die unteren, sich streckenden Internodien zum Theil schon ausgewachsen, während die mittleren inmitten ihres Längs- und Dickenwachstums, die oberen aber noch in einem früheren Stadium desselben stehen.

Der gestreckte, fertig ausgebildete, normale Halm besteht übrigens, abgesehen von seinen basalen Internodien, aus einer Anzahl übereinandergesetzter Cylinderabschnitte, welche sich sehr langsam verjüngen. Eine minimale Verjüngung zeigt jedes fertige Internodium in seiner obersten Partie, indessen ist dieselbe so gering, dass man

1) In Fig. 19 Taf. IX ist eine ähnliche Darstellung mit den Internodienmaassen des Halmes Nr. 3 der Tabelle gemacht worden. Vgl. Figurenerkl.

sie für viele Betrachtungen vernachlässigen kann. Bei normal entwickelten Halmen beträgt übrigens die Querschnittsabnahme des Halmes für einige Internodien (besonders die knospenlosen) so wenig, dass man oft ein längeres Halmstück ohne erhebliche Abweichung von der Wahrheit als Cylinder in Rechnung ziehen kann. So verjüngten sich an einem gut entwickelten Halme von *Bambusa vulgaris* Wendl. des Frankfurter Palmengartens die fünf oberirdischen Internodien Nr. 4—8 in der Gesamtlänge von 214 cm von 19,9 cm auf 19,5 cm Umfang (6,33 cm auf 6,2 cm Durchm.); die neun Internodien Nr. 3—11 desselben Halmes, mit 375 cm Länge von 20,4 auf 18,0 cm Umfang (6,49 cm auf 5,72 cm Durchm.).

Tabelle III.

Internodienmaasse am normalen Bambus (in Centimeter).

	1.		2.		3.		4.		5.		6.	
	Junger Spross vor der Streckung		Junger Halm in Streckung		Alter Halm kurz vorher abgeschnitten		Alter Halm am Stock		Alter Halm am Stock		Schwacher alter Halm, gleich nach d. Abschneid. gemessen	
	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.
23.		0,19										
22.		0,2										
21.		0,25										
20.		0,3										
19.		0,35										
18.		0,45	0,65	1,13 1,15							32,7	1,12
17.	0,07	0,6	0,65	1,32 1,35							32,5	1,15
16.	0,09	0,7	0,9	1,6 1,65							35,0	1,32
15.	0,12	0,78	1,0	1,9 1,95							35,5	1,45 1,5
14.	0,13	0,9	1,35	2,2 2,3							39,0	1,7 1,8
13.	0,15	1,05	1,7	2,55 2,75							32,3	1,83 1,9
12.	0,2	1,2	2,4	3,05 3,25	41,0	5,57					40,5	2,0 2,05
11.	0,24	1,4	5,0	3,75 3,8	43,0	5,72					41,0	2,15 2,3

	1.		2.		3.		4.		5.		6.	
	Junger Spross vor der Streckung		Junger Halm in Streckung		Alter Halm kurz vorher abgeschnitten		Alter Halm am Stock		Alter Halm am Stock		Schwacher alter Halm, gleich nach d. Abschneid. gemessen	
	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.	Länge	Quer-durchm.
10.	0,28	1,6 1,7	8,6	4,2 4,25	44,0	5,88					41,0	2,3 2,45
9.	0,32	1,75 1,95	16,1	4,45 4,5	51,0	6,04	49,0		42,0		40,2	2,66
8.	0,45	2,15 2,2	20,8	4,75 4,7	50,0	6,20	50,0		40,0	5,3	42,0	2,72
7.	0,47	2,3 2,45	23,4	4,95 5,05	51,5	6,27	44,0	7,29	37,5	5,35	40,0	2,75
6.	0,58	2,6 2,7	21,1	5,15 5,25	45,0	6,28	41,0	7,43	30,5	5,42	37,8	2,85 2,9
5.	0,6	2,9 3,0	19,1	5,25 5,25	38,0	6,33	36,0	7,50	27,5	5,48	33,0	2,9
4.	0,7	3,3 3,5	13,7	5,25 5,3	29,5	6,33	33,0	7,54	22,5	5,55	26,0	2,93
3.	0,8	3,7 4,0	10,7	5,35 5,35	23,5	6,49	26,0	7,6	19,0	5,6	20,0	2,95
2.	1,0	4,2 4,75	6,7	5,45 5,45	15,5	7,06	18,0	7,75	13,5	5,8	13,5	2,95
1.	1,4	4,9 5,6	5,5	5,65	10,0	7,09	6,0	7,85	8,0	6,0	7,0	3,0

IV.

Die Entwicklung des Diaphragmas im normalen und gedrehten Bambushalm.

Vergleichen wir den Entwicklungsgang der Internodien, wie er am normalen Halm sich beobachten lässt, mit demjenigen, welcher am gedrehten stattgefunden haben muss. Zunächst kommt es darauf an, wann die Diaphragmen sich bilden. Diese entstehen nicht sofort nach der Bildung der Blatthügel, sondern erst nach der Bildung der Gefässe, in etwas vorgerückterem Zustand des Stammorganes. Die spiralige Diaphragmaplatte muss demgemäss ebenfalls zu einer Zeit entstanden sein, wo der Stamm bereits eine gewisse Dicke besass. Die 1½ Stengelumfang umfassenden Blattinsertionen entstehen am normalen Bambusscheitel nahezu senkrecht zu den Mantellinien des Kegels, welche letztere die Richtung der später sich entwickelnden

Halmfasern anzeigen. Eine jede Insertion verläuft unter einem wenn auch geringen Steigungswinkel, infolge dessen ist der Kreuzungswinkel mit der Faser etwas kleiner als 1 R. Gerade so muss es im Knospenzustand des gedrehten Halmes gewesen sein, bis auf den einzigen Unterschied, dass dort die Steigung gleichläufig blieb und nicht wechselte wie im normalen Halm. Die ununterbrochene Verwachsung der Enden fand in der einzig möglichen Richtung nach dem langen Wege statt. Mit der fortlaufenden Verwachsung stand schliesslich die ganze, eine enge Spirale darstellende Insertionslinie und damit die sich allmählich herausbildende Diaphragmaplatte ein wenig schiefwinkelig zu den längsverlaufenden Fasern.

Nach der Entwicklung der Diaphragmen bestehen die Internodien des normalen Halmes bis zum Beginn der Streckung wesentlich aus dem peripherisch verdickten Rand der Diaphragmaplatten. (S. Fig. 17 Taf. IX.) Es gleicht der junge Stamm in diesem Stadium gewissermaassen einer Anzahl sich verjüngender, mit den verdickten Rändern übereinandergelegter, planconcaver oder biconcaver Linsen, deren planconvex resp. biconvex linsenförmige Zwischenräume die anfangs noch mit allmählich schwindendem Parenchym erfüllten Internodialhöhlen darstellen. Die schmalen Gewebezonen, welche die Ränder der Diaphragmaplatten, resp. die Nodalzonen verbinden, sind die Anfänge der späteren intercalär entstehenden Halmwände. Uebertragen wir dies Schema auf das spiralige Diaphragma der zur Streckung übergehenden Knospe des gedrehten Halmes, so ergibt sich, dass sofort mit Ueberwiegen einer Wachstumsrichtung die Bedingungen der Drehung gegeben waren. Während des Knospenzustandes kann übrigens nur geringe Drehung stattgefunden haben. Im Allgemeinen überwog schon früh das Faserlängenwachsthum das Faserbreitenwachsthum. Der ursprünglich etwas spitze Kreuzungswinkel von Faser und Insertion, der, wie wir aus dem fertigen Halm sahen, nicht ganz unveränderlich war, wurde allmählich zu 1 R. und im weiteren Fortgang sogar etwas stumpf. Der Wachstumsverlauf in der Knospe eines normalen kräftigen Innovationssprosses ergibt sich aus der Tabelle III, welche die Dimensionen der einzelnen Internodien nach vorsichtiger Ablösung der Blattscheiden dicht oberhalb ihrer Insertion nach Länge und Querdurchmesser wiedergibt. Für die unteren Internodien sind zum Theil zwei Querdurchmesser angegeben, der untere und der obere, für die oberen Internodien nur der mittlere, nach dem die Differenz gering wird. Diese Differenz ist übrigens für die hier beabsichtigte Darstellung bedeutungslos.

Um einen Begriff davon zu bekommen, in welchem Stadium der Entwicklung die Drehung begann, resp. in welchem Verhältniss sie fortgeschritten sein muss, wurde unter sehr vereinfachenden, aber für unsern Zweck vollkommen genügenden Annahmen eine Reihe von Berechnungen mit den in der Tabelle angegebenen Internodiendimensionen gemacht, von welchen ich einige anführe.

Nehmen wir an, dass einem Knoten eines normalen Bambus ein Umgang der Insertionsspirale in der Knospe des sich zu drehen anschickenden Bambus entsprochen habe, was wohl berechtigt ist, nachdem die Blatinsertionen je $\frac{21}{20}$ des ungedrehten Halmumfanges einnehmen. Nehmen wir weiter an, dass die Insertionsspirale mit den Längsfasern einen unveränderlichen Winkel von 90° bilde, was freilich nur annähernd zutrifft. Es ergibt sich dann aus dem Umstand, dass in dem Knospenstadium der ganze abnorme Halm im Grunde aus der Insertionsspirale, resp. der peripherisch verdickten und mit ihren Umgängen durch wenig Zwischengewebe verwachsenen Diaphragmaplatte bestanden haben muss, dass bei ausschliesslichem oder überwiegendem Längen- oder Dickenwachsthum Drehung des Halmes sofort eintreten musste. Auch hier war die schmale Gewebzone, welche die Ränder der Diaphragmaumgänge verband, der Anfang der späteren Halmwand.

Prüfen wir die Grössenzunahme einiger Internodien, welche gleichzeitig verschiedene Entwicklungszustände des nämlichen Internodiums darstellen können, so ergeben sich beispielsweise für die Internodien 17, 12 und 3 der Innovationsknospe und das 12. Internodium des sich streckenden Halmes (vgl. Tabelle III Reihe 1 und 2; wir betrachten dabei die verjüngten Kegelstümpfe als Cylinder) folgende Zahlen: 17. Internod. d. Knospe: 0,07 cm l., 0,6 cm d.; 12. Intern. d. Kn.: 0,2 cm l., 1,2 cm d.; 3. Int. d. Kn.: 0,8 cm l. u. 3,85 cm d.; 12. Int. d. sich streck. Sprosses: 2,4 cm l., 3,25 cm d. Das Verhältniss von Länge und Dicke ist also: $8,5/1 : 6,0/1 : 4,8/1 : 1,35/1$. Somit ist im vorletzten Entwicklungsstadium das Internodium noch nicht ganz zwei Mal so lang als dick geworden und infolge dessen kann bis dahin nur eine geringe Drehung erfolgt sein. Vom vorletzten zum letzten Stadium sehen wir dagegen das Längenwachsthum im Verhältniss um mehr wie das Dreifache steigen und infolge dessen tritt nun auch eine bedeutende Vergrösserung des Steigungswinkels der Spirale und gleichzeitig energische Drehung ein.

Nach bekannten Formeln berechnet, ergibt sich bei rechtwinkliger Stellung von Faser und unnachgiebiger Spirale, wenn

wir die aufeinanderfolgenden Altersstufen mit 1—4 bezeichnen, Folgendes:

Steigungswinkel d. Spirale	Verdrehungswinkel
1. 20 7' 40"	00 29' 24"
2. 30 2' 15"	10 0' 54"
3. 30 47' 8"	10 34' 12"
4. 130 38'	190 54' 42"

Selbstverständlich gilt dies nur theoretisch für absolut starre Kreuzungswinkel und bei Erhaltung cylindrischer Gestalt der Stücke. Nachdem aber thatsächlich bei dem Vorgang Spannungen entstehen müssen und, wie der gedrehte Bambus zeigt, auch Abweichungen von 1 R. eintreten, so wird der Verdrehungswinkel entsprechend verschieden ausfallen.

V.

Einige elementare geometrische Betrachtungen zum Drehungs- und Aufbauchungsvorgang.

Einige hervortretende geometrische Momente des Vorgangs der Zwangsdrehung unter Verhältnissen, wie sie ein wachsender Bambushalm mehr oder weniger ähnlich bietet, sollen hier zunächst in ganz elementarer Weise besprochen werden¹⁾. Die Braun'sche, von H. de Vries adoptirte Darlegung des Drehungsvorganges setze ich als bekannt voraus; sie kommt übrigens ohnehin in dem Abschnitt VIII zur Besprechung.

Das Problem eines Drehungsvorganges, wie ihn die Braun'sche Zwangsdrehung darstellt, läuft in mancher Beziehung auf dasselbe hinaus, wie das Problem der Drehung quellender oder austrocknender Zellen, deren Mycelreihen spiralig verlaufen. A. Zimmermann kommt für den betreffenden Fall zu folgendem Resultate: „Sind die

1) A. Zimmermann's Abhandlung über „Mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen“ befasst sich mit einem Theil desselben Stoffes. Einiges, was dort bereits auseinandergesetzt wurde, wird hier in anderem Gewande, an die directe sinnliche Anschauung sich wendend, vorgetragen. Zimmermann hat, als für seine Zwecke ohne Bedeutung, auf die Querschnittsveränderung der drehenden Organe keine Rücksicht genommen, während wir sie hier besonders zu beachten haben.

Quellungsintensitäten in der Richtung der spiralig verlaufenden Mycellarreihen verschieden, so findet unter allen Umständen Drehung statt, wenn der Winkel, den die Mycellarreihen miteinander bilden, constant bleibt, und zwar erfolgt diese Drehung nach derjenigen Richtung hin, in der die stärkste Quellung stattfindet“.

Den spiralig verlaufenden, unter constantem Winkel sich kreuzenden „Mycellarreihen“ entsprechen bei unserem Objecte einerseits die in die Länge wachsenden Halmfasern, andererseits das in fast senkrechter Richtung hiezu wachsende spiralige Internodialfeld mit der Blatininsertionsspirale und der Spiralplatte des Diaphragma. Richtiger: dem der Faserrichtung folgenden Wachsthum stand ein senkrecht hiezu in spiraliger Richtung verlaufendes Wachsthum gegenüber.

Wie ich später zeigen werde, ist es möglich, durch einfache spiralige Anlegung eines Fadens einen normalen, sich streckenden Stamm zur Drehung zu zwingen. Bei den meisten Fällen von natürlicher Zwangsdrehung beruht die mechanische Ursache nur auf einer, diesem einfachen äusserlichen Faden entsprechenden, festeren Verbindung spiralig angeordneter Elemente im Stammgewebe, welche nur sehr früh unter fast rechtem Winkel zur Faser angelegt wird. Ob dieser natürliche oder künstliche Faden mehr oder weniger tief in das Gewebe eingesenkt ist, thut im Princip nichts zur Sache, wenn kein Gleiten der Elemente längs desselben möglich ist. Der Faden entspricht einer, wenn auch äusserst schmalen, spiraligen Zone, in welcher kein oder nur geringes Wachsthum stattfinden kann, welche sich also nicht verlängern kann. Mit ihm können sich auch die zwischenliegenden Wandzonen nicht verlängern, dagegen können sie sich, wenn auch nicht unter rechtem Winkel zu ihr, strecken. Der Faden zerlegt also die längswachsende Stengelwand in zwei zu einander unter einem bestimmten Winkel angeordnete spiralige Reihen von Elementen, welche nach zwei sich kreuzenden Richtungen in verschiedenem Maasse wachsthumsfähig sind. Dass hier in einer Richtung, derjenigen des Fadens, das Wachsthum eventuell ganz aufgehoben ist, bildet nur einen Spezialfall des allgemeinen mechanischen Problems.

Dennoch sind auch gewisse Unterschiede zu beachten. Das Problem der spiralig gebauten, quellenden oder austrocknenden Zellen ist ein bedeutend einfacheres und durchsichtigeres als das der Braun'schen Zwangsdrehung, und zwar nicht nur dadurch, dass man es bei letzterem Vorgang mit lebendem, reizbarem Gewebe zu thun hat. Indessen werde ich erst später auf diese Verhältnisse eingehen.

Wir hätten nun zunächst einige zu beachtende geometrische Ver-

hältnisse eines in Zwangsdrehung begriffenen Stammes, speciell bei Bambusa, ins Auge zu fassen. Bei dem normalen Bambushalm ist das internodiale, längs und tangential gerichtete Wachsthum der Wand¹⁾ kein gleichmässiges, sondern ersteres nimmt, von der Halmbasis angefangen, rasch nach oben zu, um dann allmählich wieder ein wenig zu sinken. Das tangential Wachsthum dagegen nimmt von unten nach oben sehr langsam und gleichmässig ab. Infolge dessen entsteht die Frage: wie musste sich der schraubig gebaute Halm, dessen Internodialgewebe, wie anzunehmen, ursprünglich die gleichen Wachsthumanlagen besass, und dessen Fasern mit der Insertionsspirale der Blätter einen, wie wir einstweilen annehmen wollen, unveränderlichen Winkel bildeten, verhalten?

Vor allem ist das Wachsthum des ganzen Halmes und das Wachsthum der Faser zu unterscheiden. Nehmen wir zunächst einmal an, die Wand des hohlen Halmes bestehe aus einer einzigen Schicht schief verlaufender Fasern, so ist klar, dass, je geneigter der Verlauf ist, um so weniger ihr Wachsthum mit dem Wachsthum des ganzen Halmes zusammenfällt. Verbreitern sich die Fasern senkrecht zu ihrer Längsrichtung, also tangential schief, so wird der Umfang des Halmes nicht im einfachen Verhältniss der Wachsthumgrösse der Faser zunehmen, sondern nur ein Bruchtheil dieses Wachsthumsumbetrages wird auf die Umfangvergrösserung des Halmes fallen. Ganz ebenso ist es mit dem Längenwachsthum der Faser. Das Verhältniss der Einwirkung des Faserwachsthum auf das Umfang- und Längenwachsthum des ganzen Halmes wird also von der Grösse des Winkels abhängen, welchen die Faser mit dem Umfange macht.

Es ist also Umfangs- oder Dickenwachsthum und Längenwachsthum des Halmes zu unterscheiden von Breiten- oder Tangentialwachsthum, sowie Längenwachsthum der Faser.

Wie im vorigen Abschnitte unter § 3 besprochen wurde und wie aus der Reihe C der Tabelle I hervorgeht, wuchs der gedrehte Halm

1) Das radial nach aussen gerichtete Dickenwachsthum der Wand, das in seiner Wirkung mit dem Dickenwachsthum des ganzen Halmes zusammenfällt, lasse ich bei dieser Betrachtung ganz aus dem Spiele, nachdem seine Wirkung bei der Umfangsvergrösserung des Halmes ebenso gut als ausschliessliche Wirkung des tangentialen Wachsthum betrachtet werden kann. Es hat insofern auch keine Bedeutung, als die an sich nicht geringe Verdickung der gedrehten Halmwand bei den ansehnlichen Dimensionen des Halmes keinen wesentlichen Einfluss auf die äussere Gestalt des Halmes ausübt.

unter seinen abnormen Organisationsbedingungen nicht wie der normale, sondern sein Dickenwachsthum nahm von unten nach oben bis etwa zur Mitte des gedrehten Stückes zu, erhielt sich eine Strecke weit auf gleicher Höhe, um schliesslich wieder abzunehmen. Dasselbe sank überhaupt erst nahe am obersten Ende auf das gleiche Maass wie an der Halmbasis. Der sich nach oben verdickende untere Halmtheil stellt annähernd einen umgekehrten, schlanken Kegelstumpf dar. Was der Grund dieses Verhaltens war, bleibe hier einstweilen unerörtert. Jedenfalls mussten alle zwischenliegenden Halmabschnitte im Laufe der Entwicklung einmal gleiches Maass erreichen. Das Faserlängen- und Breitenwachsthum nahm von unten nach oben zu und sank dann wieder. Es mussten sich also, nachdem der spiralige Knoten von unten nach oben sich nicht ändert, für jeden Abschnitt zu einer gewissen Zeit gleiche Maasse des schraubigen Internodialfeldes ergeben. Nachdem es für die resultirende Verschiebung eines Theilchens mechanisch an sich gleichgiltig ist, ob zwei in verschiedener Richtung vor sich gehende Bewegungen gleichzeitig oder nacheinander geschehen, so können wir somit zur Vereinfachung annehmen, dass der gedrehte Halm zu einer gewissen Zeit einen Cylinder und seine schraubige Blatininsertionslinie (die Knotenspirale) eine einfache Cylinderschraubenlinie bildete.

In dem angenommenen cylindrischen Ausgangszustand des Halmes bildete das Internodialfeld also zwischen den Umgängen der Blattinsertion gewissermaassen ein fortlaufendes gleichbreites Band, welches mit Berührung seiner unverschiebbar verbundenen Ränder spiralig aufgerollt war. Die Schraubenlinie der Blatininsertionen stellt bei dieser Betrachtungsweise die Berührungslinie der Bandumgänge vor. Aus diesem Cylinder mit gleichbreitem Spiralband soll nun ein Kegel mit ungleichbreitem Spiralbande werden. Von der Existenz des Diaphragma im Halme sehen wir hiebei einstweilen ganz ab und betrachten nur das Verhalten des Bandes selbst, welches — mathematisch betrachtet — durch ein Stück Ebene, die in der geschilderten Weise spiralig aufgerollt ist, dargestellt wäre.

Ein solches Band lässt sich bekanntlich, wenn es gerad- und parallelandig ist, auf einen Rotationscylinder von beliebigem Durchmesser mit fortlaufender Berührung seiner Ränder ohne Faltung oder Riss spiralig aufrollen, wenn die Bandbreite kleiner ist als der Cylinderumfang. Die Berührungslinie der Bandumgänge bildet eine einfache Schraubenlinie. Wählen wir zu einem bezüglichen, praktischen Aufrollungsversuch ein materielles Band aus dünnem, festem, unelastischem

Schreibpapier, so wird derselbe ohne Entstehung von Falten oder Rissen im Papier gelingen, wenn wir den richtigen Steigungswinkel der Umgänge wählen¹⁾. Versucht man ein solches Band auf einem Rotationskegel in ähnlicher Weise aufzuwickeln, so gelingt der Versuch nicht. Die Ränder werden entweder auseinanderweichen oder sich decken, beziehentlich Falten bilden oder bei Anwendung von Gewalt einreißen.

Nimmt man andererseits ein ungleich breites Band mit geraden Rändern, so lässt sich dies nicht in der geschilderten Weise aufwickeln. Auf der Oberfläche eines Rotationscylinders kann man zwar beliebige Spirallinien ziehen, auch solche, welche sich verbreiternde Bänder von einander trennen. Zerschneidet man aber längs einer solchen Linie den Cylindermantel und wickelt das entstandene Band in die Ebene ab, so ergibt sich, dass es ohne Ausnahme gekrümmte Ränder besitzt.

Zieht man dagegen auf der Oberfläche eines Rotationskegels derartige Linien, so ergeben sich sowohl sich verbreiternde Bänder mit geraden als solche mit gekrümmten Rändern. Derartige Bänder können somit auch ohne Faltung oder Riss auf eine entsprechende Kegeloberfläche in der genannten Art aufgewickelt werden.

Nachdem wir gesehen haben²⁾, dass die Oberfläche des Internodialfeldes des kegelförmigen Halmstückes ein im Gesamtverlaufe gerad- oder wenigstens nahezu geradrandiges Band darstellt, so haben wir das Verhalten eines solchen zur Kegeloberfläche zu betrachten.

Für geradrandige, ungleichbreite Bänder können wir folgende Regeln aufstellen: 1. Der Winkel, welchen die geraden Bandränder einschliessen, muss gleich sein dem Centriwinkel des Kreissectors, welcher, so aufgerollt, dass die begrenzenden Radien in einer Mantellinie zusammenschliessen, den Mantel des Rotationskegels bildet. 2. Die beiden Bandränder müssen je die beiden begrenzenden Radien dieses in eine Ebene abgewickelten Kreissectors gleichweit von dessen Scheitelpunkt schneiden, wenn das Band in der Lage der beabsichtigten

1) Vgl. Fig. 9 Taf. VIII. Wenn der Steigungswinkel der Berührungslinie $(i) = \alpha$, die Steighöhe eines Spiralumganges derselben h und der Cylinderumfang $2r\pi$ ist, so besteht die bekannte Gleichung $\tan \alpha = \frac{h}{2r\pi}$. Die Breite (b) des Bandes ist zugleich die auf die Berührungslinie normale Höhentransversale des rechtwinkligen Dreiecks aus Cylinderumfang, Berührungslinie zweier Spiralumgänge des Bandes und der Steighöhe der letzteren. Die Gleichung $b = 2r\pi \cdot \sin \alpha$ gibt dementsprechend die Beziehung zwischen Bandbreite, Steigungswinkel und Cylinderumfang bzw. Radius (r) .

2) Vgl. Abschnitt I.

Aufwicklung über den Kreissector gelegt wird¹⁾. Dabei ergibt sich, dass der Steigungswinkel des Bandes um so grösser wird, je breiter das Band an der betr. Stelle im Verhältniss zum Kegelumfange ist. Umgekehrt nähert sich die Richtung des Bandes mit zunehmender Verschmälerung immer mehr der Richtung des jeweiligen Kegelumfanges. Für jeden Rotationskegel gibt es also nur ein in bestimmtem Verhältniss sich verbreiterndes Band, welches obige Bedingungen erfüllt, wogegen unzählige ungleich breite, krummlinig begrenzte Bänder unter Berührung ihrer Ränder ohne Faltung oder Riss auf ihn gewickelt werden können.

Es entsteht nun die Frage: Wie wird sich ein als²⁾ Rotationscylindermantel spiralig aufgewickeltes gleichbreites Band, dessen Ränder sich berühren und unverschiebbar mit einander verbunden sind, verhalten, wenn derselbe bei geradlinig (richtiger: eine geodätische Linie) bleibenden, in der Flächenrichtung starren Rändern anfängt, in der Weise in die Breite zu wachsen, dass diese von einem Ende zum anderen zunimmt? Wir setzen dabei voraus, dass die Bandverbreiterung rein geometrisch ohne Entstehung von Spannungen vor sich gehe.

Die Antwort auf diese Frage ist in obigen Ausführungen bereits gegeben: Aus dem Cylindermantel muss unter Drehung desselben in umgekehrter Richtung zu dem Verlauf des Bandes ein Rotationskegelmantel werden. Dabei wird der Centriwinkel des abgerollten, flach gelegten Mantels des Kegels immer gleich sein dem Winkel, welchen die Ränder des sich verbreiternden Bandes jeweilig mit einander einschliessen.

Das als Cylindermantel spiralig aufgewickelte Band bestehe aus rechtwinkelig sich kreuzenden geraden Reihen von materiellen Punkten, welche in der Längs- und Querrichtung verlaufen und deren Kreuzungswinkel unveränderlich ein Rechter sei. Denken wir uns nun zuerst einen rechtwinkligen Abschnitt des Bandes aus dem Verbande genommen und flach abgewickelt, so muss durch gleichmässig zunehmendes intercalares Breitenwachsthum, dessen Intensität am einen Ende Null, am anderen beliebig gross ist, aus demselben ein Kreissectorensector entstehen, wenn die queren Punktreihen gleichmässig krümmungsfähig und die Längsreihen starr sind.

1) Vgl. den Beweis hiefür am Schlusse des Abschnittes.

2) Ein um einen Rotationscylinder oder -Kegel in der geschilderten Weise aufgewickeltes Band bildet natürlich wieder einen Cylinder- oder Kegelmantel.

Die geraden, ursprünglich parallelen Längsreihen werden geradlinig bleiben und als Radian die parallel bleibenden, concentrischen Kreisbogenstücke, welche aus den Querreihen entstehen, rechtwinkelig durchsetzen. Unter dieser Bedingung ist die Erhaltung des Kreuzungswinkels der Punktreihen möglich.

Genau so verhält sich unter gleichen Bedingungen das ganze Band. Die anfangs geraden quengerichteten Punktreihen gehen dabei in concentrische Kreisbögen über, welche orthogonaltrajectorische Kurven des Bandes und seiner Punktlängsreihen darstellen. Diese Kurven besitzen bei dem auf dem Kegel aufgewickelten Band mit jedem Uebertritt in einen neuen breiteren Bandumgang einen grösseren Radius und sind selbst Kegelspiralen, welche antidrom zu den Längsreihen verlaufen. Jedes einzelne Theilchen des sich verbreiternden Bandes ausser der mittleren Längsreihe macht also bei diesem Vorgang eine Kreisbewegung.

Den queren Punktreihen des Bandes würden die Fasern, dem Verbreitungswachsthum des Bandes würde das Faserlängenwachsthum in unserem Bambushalme entsprechen. Aus der angenommenen cylindrischen Ausgangsgestalt würde demnach bei nach aufwärts gleichmässig zunehmendem Faserlängenwachsthum ebenfalls unter antidromer Drehung ein umgekehrter Kegel entstehen. In jedem Augenblick wäre der Winkel, den die Bandränder einschliessen, gleich dem Centriwinkel seines Kegelmantels (als flach gelegten Kreissectors).

Es erhebt sich nun die weitere Frage: Wie verhält es sich, wenn die Kreuzungswinkel der Punktreihen nicht unveränderlich sind, sondern grösser oder kleiner werden? Aendern sich alle Kreuzungswinkel in gleichem Sinn und Maass, so wird im Principe die Sache die gleiche bleiben, nur wird die Wirkung des Wachstums der queren Punktreihen des Bandes (im Halme des Längenwachstums der Fasern), falls die gegen Spitze und Basis des Kegels offenen Winkel kleiner werden, eine relativ geringere, falls die Winkel grösser werden, eine relativ grössere in Bezug auf die Umfangvergrösserung sein. Das Maass dieser Veränderung ergeben bekannte Formeln. Daraus geht hervor, dass unter sonst gleichen Umständen in dem sich streckenden Bambushalm, in welchem die Kreuzungswinkel sich annähernd gleichmässig ein wenig vergrösserten, die allgemeine Verdickung ebenfalls etwas zunehmen musste.

Wie aus dem früheren hervorgeht, wirkt bei gleichbleibendem Kreuzungswinkel, genau wie das Wachsthum der queren Punktreihen

des Spiralbandes (das Faserlängenwachsthum) auch das Wachsthum der längsgerichteten Punktreihen (das Faserbreitenwachsthum) auf den Cylindermantel ein, nur in umgekehrter Richtung drehend. Dasselbe entspricht einem Verlängerungswachsthum des ganzen Bandes. Die Umfangzunahme wird gesteigert, die (antidrome) Drehung aber vermindert. Die Drehung hört auf, sobald die vergrößerten Flächenelemente des Bandes den ursprünglichen ähnlich bleiben, also sobald das Verhältniss der Wachsthumintensitäten nach beiden Richtungen dasselbe bleibt. Genau dasselbe findet unter gleichen Bedingungen im Kegelmantel statt. Erfolgt das Verlängerungswachsthum des Bandes in der Weise, dass die einzelnen Stücke bei der Vergrößerung sich ähnlich bleiben, dass also dem Längenwachsthum ein verhältnissmässiges Breitenwachsthum gegenüber steht, so ist die einzige Wirkung, dass der neu entstehende Kegel dem ursprünglichen ähnlich wird. Alle Dimensionen nehmen in gleichem Verhältnisse zu. Ändert sich die Gestalt der einzelnen Bandstücke, so hängt es davon ab, ob das Längenwachsthum im Verhältniss zu- oder abnimmt. Bei gleichmässiger Veränderung wird der Kegel — selbstverständlich unter der Bedingung unveränderten Breitenwachstums des Bandes — im einen Fall spitzer, im anderen stumpfer werden und je nach dem schwächeren oder stärkeren Maass des Wachsthumunterschiedes in den beiden Richtungen sich weniger oder mehr drehen.

Wird die Zunahme des Längenwachstums des Bandes ungleichmässig, so können entweder die Punktreihen ungleich weit auseinanderücken, indem sie parallel bleiben, oder sie rücken gegen den einen Rand weiter auseinander. In beiden Fällen krümmen sich die Bandränder. Nur im letzten Falle wird unter bestimmten Verhältnissen unter dauernder Berührung der Bandränder die Kegelgestalt erhalten bleiben, wenn die Krümmung überall gleichsinnig geschieht. Die entstehende Krümmung muss dabei für alle Bänder, deren „Ränderwinkel“ kleiner ist als der Centriwinkel des den Kegelmantel erzeugenden Kreissectors ihre Concavität der Spitze des Kegels zuwenden. Nur unter dieser Bedingung kann die Berührung der Bandränder erhalten werden. Andernfalls müssten die Bandumgänge auseinanderweichen.

Wird der Ränderwinkel des Bandes grösser als der Centriwinkel des den Kegelmantel bildenden Kreissectors, so ist das Band nur unter der Bedingung, dass es sich in seiner Fläche krümmt mit gegen die Kegelbasis gerichteter Concavität im Stande, den Kegel ohne Uebergreifen seiner Ränder zu umhüllen.

Am Halme haben wir mehrfache Anhaltspunkte, um das Verhältniss der beiden Wachstumsgrössen in den verschiedenen Höhen festzustellen. Es ist vor Allem das Auseinanderrücken der Halmfasern und dementsprechend Umfangsvergrösserung des Halmes im Verhältniss zur jeweiligen Bandbreite. Ausserdem die Steigungshöhe der Faserumgänge, nachdem der Kreuzungswinkel von Faser und Insertion annähernd gleichbleibt. Ich gehe hier nur auf das letztere Verhältniss kurz ein. Während die Steighöhe eines Faserumganges im unteren Theil des verkehrt kegelförmigen Abschnittes beispielsweise 42 cm beträgt (von cm 51,5 bis cm 93,5), beträgt sie für den nächsthöheren Umgang der nämlichen Faser (von cm 93,5 bis cm 134,8) noch immer 41,3 cm. Sie müsste aber, so weit sich das hier annähernd berechnen lässt, höchstens etwas unter 40 cm betragen, also ist sie um das Doppelte der Differenz zu gross. Damit ist aber erwiesen, dass das Internodialband kein vollkommen geodätisches Band sein kann, sondern etwas gekrümmt sein muss, wenn auch die Krümmung infolge der verdeckenden Unregelmässigkeiten nicht direct sichtbar ist.

Oberhalb des 140. Centimeter bildet der Halm annähernd einen Cylinder und nimmt vom 160. Centimeter an wieder an Umfang ab. Trotzdem verbreitert sich das Internodialfeld noch bis zum 210. Centimeter. Dementsprechend muss natürlich auch der Steigungswinkel jetzt bedeutend wachsen. Die Berührungslinie der Bandränder muss sich demnach, schon im cylindrischen Theil, und noch mehr im abnehmenden nach oben concav krümmen. Diese Verhältnisse sind übrigens zu wechselnd und unregelmässig, um sie weiter eingehend zu erörtern. Es müssen natürlich mannigfaltige, wenn auch schwache Krümmungen eintreten, deren geometrische Nothwendigkeit klar liegt, welche sich aber ungemein schwierig im Einzelnen am natürlichen Objecte feststellen lassen.

Vom 210. Centimeter an nimmt Bandbreite und Steigungswinkel der Berührungslinie gleichzeitig ab und es treten die umgekehrten Verhältnisse ein, wie im unteren Halmtheil. Auf die geometrischen Verhältnisse dieser Abnahme brauche ich demnach nicht mehr weiter einzugehen. Sie stimmen mit den erörterten überein, nur treten sie infolge grösserer Störungen nicht mehr so deutlich hervor.

Allgemein will ich nur noch einige wenige mögliche Fälle berühren. Eine Cylinderspirale kann sich durch einseitig zunehmende Verbreiterung des vorher gleichbreiten ganzrandigen Bandes in eine beliebige Spirale verwandeln, ohne dass der Cylinder zu einem Rotationskegel wird, wenn die ursprünglich rechtwinkeligen Durch-

schneidungen der Längs- und Querreihen der materiellen Punkte nicht starr sind, sondern die Winkel spitz werden können.

Können sich die Winkel nicht ändern, so wird unter verschiedenen Umständen aus dem Cylinder ein Kegel werden. Es hängt dies von dem Verhältniss des Wachsthum der sich rechtwinkelig durchschneidenden materiellen Punktreihen und deren Krümmungsfähigkeit ab. Die logarithmische Spirale beispielsweise, deren orthogonale Trajectorien selbst wieder logarithmische Spiralen sind, kann nur zu Stande kommen, wenn die beiderlei Punktreihen sich so krümmen können, dass sich ihre Concavität dem sich verbreiternden Bandende, also der Basis des entstehenden Rotationskegels zukehrt, und wenn die Steigungswinkel der beiden Punktreihen, welche sich zu einem Rechten ergänzen, überall die nämlichen bleiben.

Die archimedische Spirale mit hyperbolisch spiraligen orthogonalen Trajectorien wird unter Entstehung eines Kegels nur dann zu Stande kommen, wenn das Wachsthum der sich rechtwinkelig schneidenden Punktreihen ein solches Verhältniss annimmt, dass die letzteren in der Richtung der Mantellinien nicht auseinanderweichen. Dies geschieht unter abnehmendem Steigungswinkel des stärker sich verbreiternden Bandtheiles, wobei sowohl die Spirale als ihre orthogonalen Trajectorien sich nach dem breiteren Bandende und der Basis des Kegels zu convex krümmen müssen.

Die hyperbolische Spirale entsteht, indem das breitere Bandende im Verhältniss zu dem geodätischen Bande von gleichem Ränderwinkel seinen Steigungswinkel vermindert. Die orthogonalen Trajectorien sind archimedische Spiralen. Die beiderlei Punktreihen krümmen sich convex gegen die Basis des entstehenden Kegels. Beliebige andere Gestalten als cylindrische und kegelförmige können entstehen, wenn unter bestimmten ungleichmässigen Wachstumsverhältnissen Krümmungen des Bandes senkrecht zur Fläche nach mehr als einer Richtung möglich sind.

Ich bin bisher vom Cylinder als Ursprungsform aller Umbildungen durch das Längen- und Breitenwachsthum des Spiralbandes ausgegangen. Thatsächlich ist aber die Ausgangsgestalt des Halmes annähernd ein aufrechter Kegel gewesen, dessen Mantel ebenfalls von einem ungleichbreiten Spiralbande gebildet war. Zuerst musste also der umgekehrte Vorgang, wie er anfangs erörtert wurde, eintreten. Aus dem Kegel wurde ein Cylinder. Ich verzichte aber darauf, in die Besprechung dieses Vorganges einzutreten, da derselbe keine neuen geometrischen Momente bieten würde.

Nachtrag.

Zerlegen wir eine Kreisfläche (Fig. 10 Taf. VIII) in lauter gleiche Sektoren AOA_1 , A_1OA_2 . . . und ziehen durch die Endpunkte der Bogenstücke A , A_1 , A_2 . . . je eine Secante in der Weise, dass jede zu dem betreffenden Radius gleichsinnig und unter gleichem Winkel verläuft, so sind die Winkel, welche je zwei benachbarte Secanten einschliessen, den Centriwinkeln der Sektoren gleich und jeder steht zu dem Centriwinkel des gleichen Bogens (genauer: des ebenso begrenzten Bogens des Kreises, welcher durch die beiden Grenzpunkte und den Scheitelpunkt des Kreissektors gelegt werden kann) in dem Verhältniss eines Peripheriewinkels. Infolge dessen sind je zwei der entstandenen Dreiecke, welche sich verhalten wie die Dreiecke AB_1O und $A_1B_1P_1$ einander ähnlich und alle sich entsprechenden Dreiecke und Vierecke einander kongruent.

Dreieck $AB_1A_1 \cong A_1B_2A_2 \cong A_2B_3A_3$. . .

Viereck $A_1B_1C_2B_2 \cong A_2B_2C_3B_3 \cong A_3B_3C_4B_4$. . .

Viereck $B_2C_2D_3C_3 \cong B_3C_3D_4C_4$. . .

Also sind die auf einen Kreissektor fallenden Stücke der Flächen, welche von den Schenkeln der Peripheriewinkel eingeschlossen werden, auch gleich den Stücken der Kreissektoren, welche zwischen die Schenkel eines Peripheriewinkels fallen. Bezeichnen wir hier der Kürze halber mit dem Namen Peripheriewinkel die ganze Fläche, welche von den Schenkeln und dem zugehörigen Bogenstück begrenzt wird, so ergibt sich folgendes: Wie die Stücke der verschiedenen Peripheriewinkel, welche auf einen Sector fallen, mit ihren Radialseiten sich zu einem ganzen Peripheriewinkel zusammenfügen lassen, so müssen auch, wenn der Sector als Rotationskegelmantel mit seinen begrenzenden Radien in einer Mantellinie zusammenschliesst, die Radialseiten der aufeinanderfolgenden Stücke der Peripheriewinkel aneinanderschliessen und, wenn verbunden, in eine Ebene sich abrollen lassen. Wie sie sich aber abrollen lassen, müssen sie sich auch wieder aufrollen lassen. Eine jede ebene Fläche, deren gerade Begrenzungslinien mit einander einen Winkel bilden von der Grösse des Centriwinkels eines als Rotationskegel aufgewickelten Kreissektors lässt sich demnach unter der obigen Bedingung auf diesen Rotationskegel mit Berührung ihrer Ränder aufwickeln. Ebenso muss sich ein ebenes, unelastisches Band, welches diese Gestalt besitzt, verhalten. Es wird sich ohne Faltung oder Riss mit Berührung seiner Ränder auf den entsprechenden Rotationskegel aufwickeln lassen. Die in der

Ebene gerade Berührungslinie seiner Ränder bildet dabei als Kegelspirale eine „geodätische Linie“. Geradrandige Bänder, welche im Verhältniss zu dem, den Rotationskegel erzeugenden Kreissector nicht diesen Bedingungen entsprechen, lassen sich nicht in dieser Weise aufwickeln, sei es, dass der von den Rändern eingeschlossene Winkel ein anderer ist, oder sei es, dass der Winkel zwar gleich, aber nicht im Stellungsverhältniss eines Peripheriewinkels zum Centriwinkel des Sectors stehe. Die Bandränder schneiden dann, schief über den abgewickelten Kreissector gelegt, die beiden begrenzenden Radien nicht gleichweit vom Scheitel.

Uebrigens zerlegt eine jede gerade, auf einen Rotationskegel gewickelte Linie den Mantel desselben in ein „geodätisches Band“. Jeder Kreissector lässt sich auf einen Rotationskegel, dessen erzeugender Kreissector den gleichen Centriwinkel besitzt, mit fortlaufender Berührung seiner Ränder aufrollen. Man kann auch sagen: Jeder Kreissector bildet für den mit ihm erzeugten Rotationskegel gleichzeitig dessen geodätisches Band.

Ein reelles geodätisches Band muss sich aber genau so verhalten, ob es über einen Rotationskegel oder für sich in der geschilderten Weise aufgewickelt wird. Entsteht dasselbe erst durch ungleiches Breitenwachsthum, in arithmetischem Verhältniss, aus einem vorher parallelrandigen, als Cylindermantel aufgewickelten Bande, so wird es während seines Wachstums in jedem Momente allen oben angeführten Bedingungen genügen und einen zunehmend stumpfer werdenden Rotationskegel bilden.

VI.

Mechanische Betrachtungen. Entstehung der Spannungen und ihre mechanischen und physiologischen Wirkungen.

Schon theoretisch ist es nicht denkbar, dass ein Vorgang wie derjenige der Braun'schen Zwangsdrehung innerhalb eines complicirten Systems materieller Punkte ohne Spannungen verlaufen könnte.

Die entstehenden Spannungen werden in dem, in verschiedener Weise reactionsfähigen Gewebe auf die eine oder andere Art früher oder später ausgeglichen werden. Die plastischeren, resp. elastischeren Gewebe werden sichtbar durch Annahme bestimmter äusseren Formen, die starrereren scheinbar gar nicht oder durch Continuitätstrennungen auf die Spannungen reagiren. Im Allgemeinen wird immer der möglichste Ausgleich stattfinden. Schliesslich werden auch die unausge-

geglichen gebliebenen durch die endgiltige Ausbildung des Gewebes verschwinden und es wird in der fertigen Gestalt die ganze Summe der Spannungen, soweit eine äusserliche Wirkung stattfinden konnte, gewissermaassen „versteinert“ resp. „verholzt“ conservirt.

Inwieweit sich dieses „festgelegte“ Produkt der Spannungen lebenden Gewebes in einem fertigen pflanzlichen Object nachträglich wieder in die ursprünglichen mechanischen Factoren auflösen lässt, ist freilich die Frage.

Wie neuerdings Pfeffer in einer Reihe wichtiger Arbeiten in eingehender Weise begründet hat, ist die Beziehung zwischen Druck- und Zugspannung einerseits und Reaction des lebenden pflanzlichen Gewebes anderseits keine sehr einfache. Es gilt dies namentlich für Zugspannungen.¹⁾ Es wird in vielen Fällen nicht möglich sein, an dem fertigen Organ, z. B. an einem der Länge nach in Zugspannung versetzten, wachsenden Stengelorgan nach Abschluss seiner Wachsthumsthätigkeit die stattgehabte Spannung mit Sicherheit festzustellen. Freilich liegt dies auch zum Theil noch an unserer bis jetzt sehr mangelhaften Kenntniss der betreffenden Erscheinungen. Scheinbar einfacher liegt die Sache bei den Resultaten der Druckerscheinungen. Stärkere Druckspannungen ergeben immer deutliche Wachsthumshemmungen an dem betreffenden Ort in der Richtung des stärksten Druckes, gleichzeitig tritt mehr oder weniger deutliches correlatives Wachsthum nach den Punkten geringsten Widerstandes (nicht nur grob mechanisch zu verstehen!) ein. Bei Hemmung des Längenwachsthums tritt so verstärktes Dickenwachsthum des gesammten Durchschnittes und gleichzeitig Verstärkung der einzelnen Elemente ein. Künstliche Drehung im wachsenden Zustand führt unter künstlich herbeigeführter Zug- und Druckspannung, welche einerseits Dehnungen, anderseits Hemmungen bewirken, zu dauernder Drehung des betreffenden Organs, künstliche Verbiegungen führen dauernde Krümmungen herbei. Wenn nun eine ganze Reihe von Kriterien für solche Vorgänge gegeben sind und der Vergleich mit normalen Ausbildungen zusammenstimmend auf die Nothwendigkeit der Annahme der betreffenden Vorgänge führt, so ist, wenn auch noch dazu der Beweis mittelst künstlicher Modelle geliefert werden kann, an der Thatsächlichkeit der erschlossenen Spannungsvorgänge nicht mehr zu zweifeln und es gewinnt die sonst unsichere Forschungsmethode an Werth ihrer Resultate.

1) Baranetzki, Scholz, Hegler. Auch ich habe bereits seit 1893 eine Reihe bezüglichlicher Versuche angestellt.

Der Process der Drehung schreitet in den Stämmen der höheren Pflanzen im Allgemeinen mit der Entwicklung von unten nach oben fort. Die unteren Stammabschnitte sind weiter voran als die höheren. Im Einzelnen freilich liegt die Sache hier insofern anders, als ja beim Grasstamm wie bei manchen andern Stämmen mit stark entwickelten Knoten die oberen Internodialstücke den unteren in der Entwicklung voraus sind, sogar in Dauerzustand übergegangen sein können, während die unteren noch im Längenwachsthum begriffen sind.

Dementsprechend müssen sich auch die verschiedenen Spiralzonen des Internodialfeldes des gedrehten Bambus verhalten haben. Druck und Zug, welche nunmehr entstehen, gehen aus von den wachsenden resp. am stärksten wachsenden Geweben und finden ihre Stütz- resp. Angriffspunkte an den spiralig interkalirten, weniger stark oder gar nicht mehr wachsenden älteren Gewebetheilen. Durch diese Interkalirung beeinflussen die jungen Halmtheile natürlich auch die älteren und sogar die ausgewachsenen.

Auch eine allgemeine indirecte Beeinflussung höher gelegener Theile durch tiefer gelegene (jüngerer durch ältere) ist möglich durch die Reibung der starken Blattscheiden an einander und findet zweifellos statt, indem ja der ganze jüngere Sprosstheil mit seinen Scheiden sich innerhalb der älteren Scheiden um seine Längsachse drehen muss. Diese Drehung, deren Existenz übrigens nicht zu bezweifeln war, hat H. de Vries an seinem drehenden *Dipsacus* direct beobachtet. Auch ich selbst beobachtete sie an einer zwangsdrehenden *Mentha sylvestris* während längerer Zeit makroskopisch. Der Reibungswiderstand ist der Drehungsrichtung entgegengesetzt und verstärkt somit den allgemeinen Drehungswiderstand. Umgekehrt wäre eine ähnliche Beeinflussung älterer durch jüngere Theile denkbar, wenn die letzteren während ihrer Drehung an noch älteren Theilen Reibungswiderstände finden würden. Es würden durch diese Widerstände auch die dazwischen liegenden Theile von mittlerem Alter beeinflusst werden.

Dass möglicherweise auch negativer Geotropismus hier zur Wirkung kommen könnte, etwa als Widerstand erhöhend, ist wohl ausgeschlossen. Macht man sich die Wirkungsweise des durch ihn ausgelösten Wachstums klar, so geht daraus hervor, dass, wenn überhaupt Geotropismus bei spiraligem Stammbau zur Wirkung gelangt, er durch spiralig fortschreitendes, verstärktes Längenwachsthum (ob im Knoten oder Internodium ist einerlei) drehungsbefördernd wirken müsste. Es gilt dies aber ausdrücklich nur, so lange die

Drehung um die medianliegende Stammlängsachse so gleichmässig vor sich geht, dass keine Krümmungen entstehen. Sobald sich dagegen Krümmungen in den wachsenden und drehenden Theilen bilden, infolge eines absichtlichen Versuches oder aus irgend einem zufälligen Grunde, richtet sich, wie ich bei zwangsdrehender lebender *Mentha sylvestris* beobachtet habe, der junge sich drehende Stengel durch ungleiches Wachsthum oberhalb der gekrümmten Stelle wiederum senkrecht aufwärts.¹⁾ Für den gedrehten Bambus ist natürlich aus dem Verhalten von *Mentha* kein Schluss zu ziehen. Auch an dem gedrehten Theile des Objectes selbst ergaben sich keine Anhaltspunkte für eine bezügliche Schlussfolgerung.

Gehen wir bei der Betrachtung der Spannungen, welche bei dem Vorgange der Zwangsdrehung am Bambushalme entstehen mussten, wiederum ganz theoretisch von der Möglichkeit aus, stoffliche Bänder spiralig auf einem Rotationscylinder aufzuwickeln. Ein ebenes, unelastisches, gerad- und parallelrandiges Band, welches mit Berührung seiner Ränder ohne Faltung oder Riss spiralig aufgewickelt werden soll, muss um so breiter sein, je steiler der Steigungswinkel seiner Umgänge gewählt wird. Ein Band, dessen Ränder sich in der Mantellinie des Cylinders berühren, ist sonach das breiteste überhaupt aufwickelbare und auf dem gleichen Cylinder überhaupt nicht mehr spiralig aufwickelbar. Soll es spiralig aufwickelbar werden, so muss man einen entsprechend dickeren Cylinder dazu verwenden. Gleichmässige Verbreiterung eines, spiralig mit Berührung seiner Ränder als Cylindermantel aufgerollten Bandes bedingt also notwendigerweise Umfangsvergrösserung des Mantels. Es ist nun die Frage, wie sich ein auf einen Cylinder spiralig aufgewickelter Band, welches sich gleichmässig zu verbreitern bestrebt ist, verhalten muss in Bezug auf die Berührungspunkte der Ränder aufeinanderfolgender Spiralumgänge.

Zieht man auf dem Cylindermantel des aufgewickelten schmalen Bandes in bestimmten Abständen eine Anzahl die Bandränder rechtwinkelig schneidender geodätischer Linien, welche man fortlaufend nummerirt und überträgt dann nach Abwicklung diese Linien unter entsprechender Verlängerung auf ein ebensolches, beliebig breiteres Band, so sieht man bei Aufwicklung des letzteren auf den nämlichen Cylinder: die Enden der Linien benachbarter Umgänge treffen

1) Mehrmals durch Versuche festgestellt. Die Art und Weise des Vorganges konnte indess infolge Mangels an weiterem Materiale nicht untersucht werden.

nicht mehr zusammen. Es hat eine gegenseitige Verschiebung der berührenden Bandränder stattgefunden. Die Stücke des breiteren Bandes sind gewissermaassen zu lang und fallen in den oberen Umgängen über die der unteren Umgänge hinaus.

Denkt man sich den durch das schmalere Band gebildeten Cylindermantel an den Rändern zusammenhängend und nunmehr durch einen geodätischen Schnitt normal zu der Berührungslinie der Umgänge aufgeschnitten, so erhält man das zum vorigen orthogonale Band des betreffenden Cylinders. Wickelt man dieses Band orthogonal zum verbreiterten, spiralig mit Berührung seiner Ränder aufgewickelten Bande auf den Cylinder, so ergibt sich, dass es für seinen nunmehr geringeren Steigungswinkel zu breit ist, dass somit seine Ränder sich überdecken. Es müsste also für die neue Stellung verschmälert werden, wenn die Ränder seiner Umgänge sich fortlaufend berühren sollten. Daraus geht hervor, dass bei Verbreiterung des ersten Bandes sein orthogonales Band sich verschmälern muss, wenn die ursprünglichen Berührungspunkte der Umgänge wieder zusammentreffen sollen. Wenn also ein als Cylindermantel aufgewickeltes Band sich gleichmässig verbreitert, so muss es sich, wenn der Cylindermantel nicht an Umfang zunehmen darf, in zur Bandbreite normaler Richtung verkürzen, resp. contrahiren. Widerstand gegen diese nothwendige Verkürzung wird somit entsprechende negative (Druck-)Spannung in der Längsrichtung des Bandes erzeugen müssen. Die Richtungen der zur Wirkung gelangenden Kräfte kreuzen sich also rechtwinkelig. Je nach dem Steigungswinkel des Bandes sind sie demnach tangential schief oder mehr longitudinal oder tangential.

Nehmen wir an, das Band bestehe aus rechtwinkelig sich schneidenden, in einer Richtung, normal zur Fläche elastisch biegsamen stofflichen Punktreihen, so müssen diese Punktreihen bei der Verbreiterung des Bandes ihre Lage zur Cylinderachse ändern. Die Längsreihen werden sich, bei gleichbleibendem Kreuzungswinkel, steiler, die Querreihen geneigter zur Längsachse stellen. Damit werden beide aber eine andere Krümmung erfahren, als sie anfangs besaßen. Die Längsreihen werden sich mit der steileren Stellung der Richtung der Mantellinien, also einer geraden Linie nähern, d. h. ihre Krümmung verkleinern. Die Querreihen werden sich umgekehrt mit zunehmender Neigung der Richtung des Mantelumfanges, also der stärksten Krümmungslinie des Cylindermantels nähern, d. h. ihre Krümmung vergrössern. Leisten die Reihen der Gestaltsveränderung

irgendwelchen (Biegungs-)Widerstand, so resultiren hieraus Biegungsspannungen und zwar werden bei den ersteren Reihen die materiellen Punkte aussen genähert, innen entfernt, bei den letzteren umgekehrt innen genähert, aussen entfernt. Diese Biegungswiderstände haben übrigens für den Vorgang eine relativ geringe Bedeutung. Sie treten ganz zurück gegenüber den longitudinalen und tangentialen Zug- und Druckspannungen. Längs- und Querreihen der materiellen Punkte bilden dabei, ob Erweiterung des Cylindermantels eintritt oder ob derselbe gleichen Umfang behält, immer geodätische Linien.

Nehmen wir nunmehr an, dass das als Cylindermantel spiralig aufgewickelte Band sich ungleich verbreitere, in der Weise, dass die Bandränder resp. die longitudinalen Punktreihen so weit starr seien, dass sie immer geodätische Linien bilden, so wird, wie bereits früher ausgeführt wurde, aus dem Cylindermantel ein Kegelmantel. Hier treten dieselben Spannungsverhältnisse ein, wie wir sie bereits im Cylindermantel kennen gelernt haben. Infolge dessen will ich auch nicht weiter mehr auf die Einzelheiten eingehen, welche sich aus den geometrischen Verhältnissen, die früher schon dargelegt wurden, ergeben. Ich verweise daher diesbezüglich auf das früher Gesagte.

Verwickeltere Spannungsverhältnisse müssen sich ergeben, wenn, wie ebenfalls in den geometrischen Betrachtungen ausgeführt wurde, ausser dem ungleichmässigen Verbreiterungswachsthum ungleichmässiges Längenwachsthum des spiraligen Bandes eintritt. Das Band strebt dann danach, sich in der Fläche zu krümmen, und zwar je nachdem es seine Convexität nach aufwärts oder abwärts richtet, wird nach einer oder der anderen Seite Druck- resp. Zugspannung überwiegen.

Umgekehrt wird bei starken longitudinalen Druckspannungen (welche man bei einem entsprechenden mechanischen System von genügenden Dimensionen künstlich, z. B. durch äusserlich angewendeten Druck erzeugen kann) und bei ungleicher Dehnbarkeit nach verschiedenen Richtungen sowie Veränderlichkeit des Kreuzungswinkels auf passivem Wege derselbe Effekt erzielt werden. Die Gestaltung der Bänder, die Grösse der Kreuzungswinkel und die ganze Gestalt des Hohlkegels wird sich ändern. Spielen actives Wachsthumstreben und ausserhalb des Systems befindliche, auf dasselbe aber wirkende Druck- resp. Zugverhältnisse gleichzeitig eine Rolle, so wird das Endresultat schliesslich ebenfalls ein ähnliches, Druck- und Zugspannungen innerhalb des Systems werden nur gesteigert resp. vermindert durch die äussere Beeinflussung.

Haben wir es anstatt mit sehr dünnwandigen Rotationskörpermänteln mit Hohlzylindern resp. Hohlkegeln von mässiger Wanddicke, wie sie z. B. unser Bambushalm besitzt, zu thun, so bleibt der Gesamteffekt im Ganzen der gleiche, wenn auch in den Einzelvorgängen verwickeltere Spannungsverhältnisse auftreten müssen. Es werden von den inneren auf die äusseren Schichten, oder umgekehrt, Zug resp. Druckspannungen ausgeübt werden. Findet radiales Dickenwachsthum in der Weise statt, dass alle Radialreihen von Elementen des ganzen Systems als solche erhalten bleiben, höchstens der Abstand der einzelnen Schichten ungleich wird, dass also auch ungleiches Wachsthum der Spiralzonen ausgeschlossen ist, so werden keine neuen Spannungen auftreten, ausser solchen, welche die Gesamtdimension des ganzen Körpers beeinflussen, wie ich nicht weiter auszuführen brauche. Aendern dagegen durch tangential oder longitudinal ungleichmässige (active oder passive) Stellungsänderung die ursprünglichen Elemente der Schichten ihr Verhältniss zu einander, so dass die Radialreihen sich krümmen, so finden noch andere Beeinflussungen statt. Dieselben sind von Zimmermann¹⁾ im Princip bereits klar auseinandergesetzt worden, so dass ich nichts beizufügen habe. Auf unseren Fall angewendet, kann man sagen: Findet in den beiden Richtungen der sich kreuzenden spiraligen Elementreihen der Wand ungleiches Wachsthum resp. Verschiebung statt, in der Art, dass zwar alle concentrischen Schichten in gleicher Weise, aber mit ungleicher Intensität wachsen, so werden die unter radialem Druck stehenden sich weniger (relativ in entgegengesetzter Richtung) die unter Zug stehenden sich stärker drehen — unter der Voraussetzung, dass Zug das Wachsthum beschleunigt, Druck verlangsamt. Verlangsamt auch Zug das Wachsthum, wie es nachgewiesenermaassen öfter der Fall ist, so würden damit die Differenzen im Verhalten gemindert, die Spannungen rascher ausgeglichen werden, wenn die äusseren Schichten unter Zugspannung stehen. Ist es aber umgekehrt, dass sich die äusseren Schichten stärker erweitern wollen, die inneren somit unter Zugspannung stehen, so würde in diesem Falle das gerade Gegentheil, Erhöhung der Spannungsdifferenz, eintreten müssen. Die resultirenden Umfangsverhältnisse der Körper ergeben sich aus diesen Betrachtungen von selbst.

Ich bin bisher wesentlich von der Annahme der Unveränderlichkeit der Kreuzungswinkel ausgegangen, wie sie in dem Zimmermann'schen Problem oder in einem idealen System denkbar ist oder

1) l. c. p. 559.

auch praktisch in künstlich aufgebauten Apparaten erreicht werden kann. Bei der Braun'schen Zwangsdrehung dagegen liegt die Sache anders. Das spiralige System eines Stammgebildes der höheren Gewächse ist ein sehr wenig rationelles Spiralsystem, wenn man diesen Ausdruck hier gebrauchen darf. Der ganze Aufbau ist nicht für derartige Entwicklung, für die auch kein biologischer oder physiologischer Zweck einzusehen wäre, geschaffen, infolge dessen müssen sehr unregelmässige Spannungsverhältnisse — Zerrungen und Quetschungen — eintreten. Die zwangsdrehenden Formen sind zwar in vieler Beziehung sehr interessant, aber reine Missbildungen.

Ein quellendes oder austrocknendes System spiralig geordneter Mycelle wird in seiner ganzen Ausdehnung gleichzeitig sich verändern, infolge dessen werden locale Zerrungen im Allgemeinen nicht eintreten, sondern harmonische Spannungen beherrschen relativ gleichzeitig das Ganze. In der drehenden Pflanze werden im günstigsten Falle wenigstens am unteren und oberen Ende des Längenwachsthum zeigenden Stammstückes sehr bedeutende, störende Spannungen auftreten müssen — abgesehen von den fortlaufenden geringeren Zerrungen, welche sich immer an der Grenze des bereits gestreckten und des noch nicht gestreckten Theiles ergeben müssen. Dabei habe ich ausserdem noch den günstigen Fall im Auge, dass, wie beim Bambus, ein gleichmässig sich steigerndes, resp. abnehmendes internodiales Längenwachsthum am betreffenden Stamme herrscht. Ist das nicht der Fall, so müssen auch inmitten des sich drehenden Stammes locale besonders starke Zerrungen entstehen.

Denken wir uns zunächst den Beginn der Streckung oberhalb ungestreckter Internodien, also eine plötzliche, starke Zunahme des Längenwachsthums, so muss die Insertionsspirale in ihrem Verlaufe förmlich geknickt werden und, wenn sie nicht sehr widerstandsfähig ist, resp. schwächere Punkte besitzt, wird sie einreissen, denn sie erleidet hier nothwendigerweise starke Zugspannungen. Figur 20 Tafel III soll die betreffenden Verhältnisse erläutern. Das Parallelogramm *a g h b* stelle ein Stück eines noch nicht gestreckten dünnwandigen hohlcylindrischen Stengels vom Umfange *c b* mit spiraliger Blatininsertion dar, welches der längslaufenden Faser nach aufgeschnitten und in die Ebene ausgebreitet ist. Ich halte mich als Vorbild für das Schema aber nicht an den gedrehten Bambus, sondern an Beispiele, wie sie H. de Vries sehr charakteristisch von *Dipsacus* darstellt, wo auf ungestreckte Stengelstücke, welche einem Wirtel zu vergleichen sind, plötzlich stark gestreckte folgen, welche den

langen Internodien zwischen den Wirteln entsprechen. Die Linien $a b$, $c d$, $e f$, $g h$ seien die vier Umgänge der Blattinsertionen, die Linien $a g$ und $b h$ entsprechen den Fasern, zwischen denen der Längsschnitt geführt wurde und die mit I , II , III , bezeichneten schmälern Parallelogramme drei Umgängen des noch nicht gestreckten spiraligen Internodialfeldes. Das sehr verlängerte Parallelogramm $A B C D$ stelle gleichfalls diese drei Internodialumgänge dar, längs der Insertionslinie aufgeschnitten und in der Ebene ausgebreitet. Umgang I unterliege der Streckung nicht, II und III strecken sich. I bleibt also unverändert, auch die Faser, welche der Faser $e c$ des Umganges II nächst gelegen ist. Umgang II hat das Bestreben, sich zu strecken und zwar würde er ungehemmt die Gestalt des Parallelogrammes $c d i k$ annehmen. Die Folge wird sein, dass die Faser $e c$ und die ihr benachbarten im höchsten Grade in ihrem Längenwachsthum gehemmt sind. Je weiter gegen $d f$ gelegen, werden dagegen die Fasern sich um so besser strecken können. Die Hemmung wird eine Schiefstellung der Insertion $e f$ und, da diese, wie wir zunächst einmal annehmen wollen, nicht krümmungs- und dehnungsfähig ist, nothwendigerweise eine Krümmung der Fasern bedingen in dem Sinne, wie die Randfaser $d f$, indem sie sich zu $d v$ verlängert. Der Umgang II hat also nunmehr die Gestalt $c e d v$ angenommen. Während dieser Vorgänge sind natürlich positive (Zug-)Spannung in der Insertion $e v$ und negative (Druck-)Spannung in den sich streckenden Fasern vorhanden und je nach den Widerständen, welche sich in diesen beiden mechanischen Factoren ergeben, kann der Erfolg des Vorganges verschieden ausfallen. Neben möglicher Dehnung der Insertion und Hemmung und Krümmung der Faser kommt je nachdem auch noch weiter hinzu ein Bestreben, den Winkel zwischen beiden Trägern des Vorganges zu verändern. Dasselbe wird wachsen mit zunehmender Starrheit der Faser, indem sich im äussersten Fall bei Streckung der Faser $d f$ bis zur Grösse $d m$ der Winkel α zu β verkleinern würde, wenn $e f$ nachgiebig genug wäre, sich bis zum Punkte m zu verlängern. Umgekehrt wird, wenn die Insertion $e f$ starr und nicht dehnbar ist, die wachsende Faser sich zu ihr in stumpferem Winkel zu stellen suchen. Je spitzwinklicher die Kreuzung im Allgemeinen wird, um so mehr wird die Componente, welche in die Richtung der Insertion selbst fällt, anwachsen und als — eventuell dehnende — Zugspannung wirken.¹⁾

1) Es würde zu tief in schwierigere Theile der Mechanik hineinführen, wenn ich versuchen wollte, die wesentlichen hier wirkenden Dreh- resp. Abscheerungs-

Denken wir uns die Streckungsintensität entsprechend dem Gange der grossen Wachstumsperiode immer stärker anwachsend, so wird schliesslich, indem wir nunmehr wieder auf den Fortgang der Dinge unter unserer ersten Annahme zurückgreifen, das Endresultat des Längenwachstums des Umganges *II* folgendes sein: Entweder ein dem erreichten ähnlicher, entsprechend weiter vorgerückter Zustand oder aber es wird die Insertion, wenn in der Nähe von *c e*, wo die grösste Zugspannung stattfindet, ein schwacher Punkt sich befindet, durchrissen werden. Es wird hier eine Trennung der Fasern stattfinden und das bereits gebildete Stück *e v f* (welches unterdessen selbst noch weiterwachsen kann) wird in die Höhe getragen werden. So bildet sich unterhalb des bereits schiefgestellten Theiles infolge der Losreissung ein Stück gestreckten Internodiums. Aus *II* ist nunmehr *II'* (*c d l n m*) geworden. Ein Theil der Energie ging natürlich mit der Ueberwindung der Widerstände, ein anderer Theil durch correlativ gesteigertes radiales Dickenwachsthum der Wand verloren. Für das, was weiter aufwärts geschieht, ist dieser Vorgang ohne Bedeutung. Mit dem Insertionsstück *l n* ist auch der Umgang *III* (*l n o p*) bereits schief gestellt worden. Dieser hat entsprechend seinem Wachstumsbestreben unterdessen bereits begonnen, zu der Grösse des Parallelogramms *III'* (*l n q r*) heranzuwachsen. Seine Faser *e g* grenzt in ungestrecktem Zustande an die Faser *d f* von *II*, infolge dessen muss auch die verlängerte Faser *l q* von *III'* an die verlängerte Faser *m n* von *II'* grenzen. Sie kann nicht ihre gerade Richtung und Länge beibehalten, resp. erreichen, sondern sie muss sich entsprechend *m n* zu *l s* krümmen und verkürzen. Infolge dessen werden nunmehr anstatt der bisherigen ganz neue Spannungsverhältnisse eintreten: Es werden mit der Schiefstellung sofort die früher bereits auseinandergesetzten, sich kreuzenden, schief tangentialen Druckspannungen resp. Widerstände zur Entstehung kommen, sowohl in der Richtung der Faser, als in der Richtung der Insertion, und das weitere Verhalten wird davon abhängen, welche von beiden überwiegen, also wie sich die jeweiligen Widerstände verhalten. Bleibt der Kreuzungswinkel erhalten, resp. bleibt er grösser als er nach der nunmehrigen Länge von Faser und Spirale im Verhältniss zum bisherigen Stammumfang sein dürfte, so muss sich der Umfang erweitern, der Stamm baucht

kräfte bis ins Einzelne zu analysiren. Es liegt dies nicht im Plane vorliegender Abhandlung.

sich unter Drehung in der Richtung des Faserverlaufes auf. An sich starre Kreuzungswinkel und starre, gar nicht dehnbare Insertionen kommen in der Natur kaum vor, infolge dessen wird die Grösse der ersteren wesentlich davon abhängen, ob die longitudinalen oder die tangentialen Druckcomponenten resp. Widerstände überwiegen.

Bei longitudinalem Ueberdruck wird tangentielle Zugspannung entstehen, welche, wenn die Insertion dehnungsfähig ist und ihre Richtung diejenige der tangentialen Zugspannung unter einem Winkel von weniger als 45° kreuzte, Dehnung erzeugen muss. Fällt andererseits bei spitzem Kreuzungswinkel eine Componente in die Richtung der Insertion, so wird ebenfalls, wie schon betont, bei Dehnungsfähigkeit Verlängerung derselben entstehen. Indessen beabsichtige ich nicht, alle Möglichkeiten theoretisch hier im Einzelnen zu erörtern, nachdem wir ohnehin bei dem gedrehten Bambus nochmals auf diese Verhältnisse zurückkommen müssen.

Ich habe bisher das Verhalten der spiralig gebauten Halmwand resp. eines ähnlich aufgebauten Systems allein für sich betrachtet. Indessen ist zu beachten, dass dieselbe auf ihrer Innenseite unlösbar verbunden war mit der Spiralplatte des Diaphragmas. Die Umgänge dieser Spiralplatte mussten bei dem überwiegenden Längenwachsthum des Halmes mit grosser Kraft auseinandergezogen werden. Anfänglich, bei sehr geringem Steigungswinkel der Insertionsspirale, fiel die Richtung dieser Erweiterung, welche nahezu rechtwinkelig zu den Umgängen geschah, fast mit der Längsachse des ganzen Halmes und demgemäss auch mit dem inneren Rand des bis zur Halmachse reichenden Diaphragmas zusammen. Die zunehmende Erweiterung des Abstandes der äusseren Umgänge bedeutete also für die innersten Theile des Diaphragmas annähernd einen longitudinalen Zug. Er fällt zwar nicht ganz mit der Richtung der Kraft zusammen, welche wir ausüben, wenn wir eine längere enge Spiralfeder (etwa aus Messing oder Stahldraht) an den beiden Enden auseinanderziehen („spannen“), indessen muss die Wirkung nahezu die gleiche gewesen sein: die freie Spirale verlängert und verengert sich. Durch die Verengung muss aber jeder ihrer Punkte einen radial gegen ihre Achse gerichteten Druck ausüben, resp. wenn sich von aussen (z. B. von einer um sie gelegten und mit ihr verbundenen verlängerbaren Röhre) Widerstand ergibt, ein Zug von Aussen nach Innen ausgeübt werden. Dem entspricht ein als Gegenzug zur Wirkung kommender Widerstand von Innen nach Aussen.

Richtig ist, dass die Sache bei unserem Bambus eigentlich um-

gekehrt verlief, indess kommt das mechanisch im Grunde auf dasselbe hinaus, jedenfalls ist der Effect der, dass die sich ausdehnende und verlängernde Halmwand das Diaphragma in radialer und longitudinaler Richtung immer mehr spannen musste. Die Platte des Diaphragmas, wenigstens seine Radialfasern und die inneren Tangentialfasern waren also dabei positiv gespannt, die Wand, deren Fasern sich unter dem Radialzug tangential zu nähern bestrebt sind, sowie unter Umständen auch die spiraligen Punktreihen der äusseren Zone des Diaphragmas waren dagegen, wenigstens anfangs, negativ gespannt. Die Neutralfaser oder -Schicht konnte unter diesen Umständen in einer spiraligen Linie innerhalb der Diaphragmaplatte verlaufen.

Um diese Verhältnisse besser als nur mit Worten klarstellen zu können, verweise ich auf die Figg. 11—13 Taf. II. Fig. 13 stellt ein aus „Paraplatten“¹⁾ hergestelltes und in der geschilderten Weise gespanntes Diaphragma dar. Der oberste, stark gespannte Umgang zeigt, dass die Neutralfaser hier etwa in der Mitte der Breite der Spiralplatte verlaufen muss, denn die auf die Platte gezeichneten Vierecke stellen in ungespanntem Zustand lauter gleich grosse Quadrate (von 1 cm²) dar.

Zu dem Apparate bemerke ich, dass er in folgender Weise hergestellt wurde: Auf einer ebenen hölzernen Platte sind fünf gerade, genau cylindrische Stäbe aus Spanischrohr (sog. Petty-(?) Rohr der Korbflechter) normal befestigt. Auf ihnen laufen mittelst genau passender, senkrecht gebohrter Löcher kleine Klötze von hartem Holz als Führungsstücke. Letztere besitzen normal zur Richtung der Bohrung auf einer Seite geradläufige tiefe Nuten, welche bis dicht an das Bohrloch reichen. Die Nuten sind so breit, wie die Dicke des Stahldrahts einer Spirale, deren Umgänge in ihr laufen. Damit die Drahtspirale bei Spannung des Apparates nicht aus der Nute weichen kann, ist ein Drahtstift so in der Richtung des Führungsloches durch den Klotz geschlagen, dass gerade der nöthige Raum zwischen dem Stift und dem Boden der Nute frei bleibt. Der Durchmesser der Drahtspirale muss in ungespanntem Zustande (mit sehr langsam ansteigenden Umgängen) genau den Maassen, welche durch die Stellung (in einem Kreis) und die Dimensionen der parallelen, federnden Stäbe gegeben sind, entsprechen. Sie wird so in die Nuten der

1) Ein ausgezeichnetes, sehr dauerhaftes Material von sehr gleichmässiger Dicke und Elasticität, durch das Geschäft von Drebes in Aschaffenburg bezogen.

Klötze auf der Innenseite der Stäbe eingeführt, dass dadurch alle Klötze fortlaufend mit einander verbunden sind. Der Zweck der verhältnissmässig starken Klötze, welcher auch annähernd durch die geschilderte Construction erreicht wird, ist der, die (annähernd) rechten Kreuzungswinkel zwischen Stäben und Stahlspirale auch bei Spannung zu erhalten. Die Klötze können, wenn sie sich zu leicht auf der Spirale verschieben, durch kleine Schraubenklammern auf ihr festgehalten werden, so dass ihre Entfernung sich nicht ändern kann.

Vergleichen wir den Apparat mit unserem Bambus, so entsprechen die Stäbe den Halmfasern, die Spirale der Blatininsertion resp. der Nodalzone der Halmwand.

Fig. 12 zeigt den Apparat in gespanntem Zustande mit von unten nach oben zunehmend erweiterter Spirale in einer Stellung wiedergegeben, in welcher die Windungen der Spirale, resp. die unteren Partien der Stäbe annähernd in einen Kegelmantel fallen. Aus dem ursprünglichen Cylindermantel ist also durch die Verschiebung ein Kegelmantel geworden. Dabei bildet die Spirale eine geodätische Linie, während die Stäbe die Lage ihrer orthogonalen Trajectorien (in abgewickeltem Zustande aus Kreisstücken bestehende parallele Curven darstellend) andeuten.

War im ungespannten Zustand des Apparates das Gummidiaphragma an den Klötzen befestigt (Fig. 13) und dann der Apparat gespannt worden, was mangels verwickelterer Constructionen mittelst der Hand geschah, so ergab sich die aus dem Bilde zu entnehmende Verzerrung der Quadrate und die relative Verschiebung der radialen Linien, welche dem bereits über die Spannungsverhältnisse Vorgetragenen entspricht, wie ich nicht weiter auszuführen brauche.

Würde der so stattfindende Zug durch fortschreitende Erweiterung der Spirale noch mehr gesteigert werden, so würde schliesslich dasselbe eintreten, was am Halmdiaphragma eintrat. Es würde der Innenrand des Diaphragmas, wo die stärkste Spannung stattfinden muss, radial einreissen.

Denken wir uns nunmehr die Spirale des Apparates selbst in ihrer Längsrichtung elastisch dehnbar, wie das Gummidiaphragma, und die Druckkräfte, welche die Spiralwindungen von einander zu entfernen streben, so anwachsend, dass sie den radial centripetal wirkenden Widerstand des Diaphragmas immer mehr zu überwinden vermögen. Es wird dann der Moment eintreten, wo die Spirale selbst (entsprechend der Insertionszone des Halmes) unter dem wachsenden longitudinalen

Druck, welcher tangential Zugspannung in ihr erzeugen muss, gedehnt wird. Die sich verlängernden Stäbe, welche ohnehin nach Aussen convex gekrümmt sind, streben nach Aussen sich noch weiter zu krümmen, sich „auszubauchen“, indem sie sich von einander entfernen.

Wächst schliesslich der Widerstand der elastisch gedehnten Diaphragmaplatte und Spirale so, dass längs ihr keine weitere Ausbauchung möglich ist, so werden sich die einzelnen Stababschnitte zwischen den Spiralumgängen besonders ausbauchen, so dass die Spiralumgänge selbst relativ eingezogen und die Stäbe wellenförmig gekrümmt erscheinen. Gleichzeitig wird der Kreuzungswinkel des Gesamtverlaufes der Stäbe mit der Spirale aus einem rechten Winkel allmählich in einen stumpfen übergehen.

Die Ausbauchung der nach oben zunehmend stärker gestreckten Fasern hatte also den Effect, mit der Umfangvergrösserung des Mantels den Ränderwinkel des Internodialfeldes und damit die relative Höhe des Kegels zu verkleinern. Wir haben also hier den bereits im geometrischen Theile theoretisch behandelten Fall, bei welchem Krümmung des Feldes in der Fläche eintreten muss, und zwar eine Krümmung, welche ihre Concavität der Kegelspitze, die Convexität der Kegelbasis zukehrt. Ferner muss der Ränderwinkel des Mantelfeldes zwischen den Spiralumgängen nach oben etwas abnehmen. Ganz dasselbe musste unter gleichen Umständen am Halme geschehen, und den Effect aller dieser Vorgänge sehen wir tatsächlich an unserem gedrehten Bambus in ganz typischer Form, wie sie geschildert wurde.

Dass besonders die untere Internodialzone stärker aufgebaucht ist, liegt an dem Wachsthumsgange des Gramineeninternodiums. Im Beginne des Vorganges war der longitudinale Druck verhältnissmässig geringer. Während dieser Zeit entstand die obere Internodialzone und erlangte bereits eine bedeutende Festigkeit. Erst als der longitudinale Druck mit der verhältnissmässig frühen Verfestigung des Diaphragmas und der zunehmenden Faserverlängerung eine bedeutende Höhe erreicht hatte, erzeugte die basale Meristemschicht die untere Internodialzone. Das neugebildete resp. sich bildende weichere Gewebe gab dem Längsdruck nach und wich nach Aussen, der bereits vorhandenen Krümmung entsprechend, aus. Erst dann, als alle diese Vorgänge zu einer Zeit, in der das Diaphragma bei aller Widerstandsfähigkeit noch dehnbar und wachsthumsfähig genug war, sich abgespielt hatten, resp. im letzten Moment der Spannung, riss die Platte

bis an die Grenze der Halmwand ein. Damit muss aber auch die Tangentialspannung ihr Ende gefunden haben, indem das Längenwachsthum allmählich wieder erlosch.

Die resultirenden Verhältnisse der geschlossenen Vorgänge mussten sich infolge der localen Unregelmässigkeiten zum Theil übrigens besser durch Rechnung als durch die Messung erweisen lassen. Ich habe solche Berechnungen angestellt und ihr Resultat, welches am Schlusse dieses Abschnittes mitgetheilt wird, bestätigte obige Folgerung: Der Ränderwinkel des Internodialfeldes ist thatsächlich etwas zu klein für die Grösse der Aufbauchung des umgekehrten Kegelstumpfes, also muss es, wenn auch nicht direct sichtbar, doch in der Mantelfläche ein wenig gekrümmt sein. Seine Oberfläche stellt also nur annähernd ein geodätisches Band der Kegelfläche dar. Es bildet dies eine weitere Bestätigung dessen, was am Schlusse des geometrischen Abschnittes über die Aenderung des Neigungswinkels der Faser bereits erwähnt wurde.

Ich muss natürlich darauf verzichten, eingehend die Verhältnisse des jugendlichen Diaphragmas während der Drehung zu behandeln und kann nur ganz allgemein einige Bemerkungen darüber machen, welche sich einerseits aus mechanischer Betrachtung, andererseits aus dem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten von Diaphragma und Halmwand beim normalen Bambushalm ergeben. Zunächst ist die früher bereits besprochene, unter fortgesetztem abnormen Flächenwachsthum verlaufende Dehnung seines Gewebes, welches normal nur geringen Spannungen ausgesetzt ist, sehr bedeutend. Die Längszunahme der inneren Zonen der Platte beträgt das mehrfache der normalen. Zugleich wurde das senkrecht hiezu gerichtete Flächenwachsthum nicht vermindert, sondern eher erhöht, denn trotz der Verlängerung der inneren Partie reicht sie, wo der innere Rand erhalten ist, auch in dem aufgebauchten Halmtheil bis nahezu zur Halmachse. Gleichwohl muss man annehmen, dass auch das spiralige Diaphragma keine anderen Wachsthumsanlagen mitbekommen hat als das normale. Die genaue Zunahme gegenüber den normalen Dimensionen an einem erwachsenen Halm ähnlicher Grösse konnte ohne Oeffnung des Halmes übrigens nicht festgestellt werden.

Mit dieser mechanischen Darlegung, welche unter gewissen Voraussetzungen fast alle am gedrehten Halme beobachteten Verhältnisse einfach zu erklären vermag, stimmt der in Tabelle I geführte Nachweis überein, dass die Insertionslinie des gedrehten Halmes in dessen

aufgebauchter Partie wirklich verlängert ist, gegenüber der Halm-basis. Am normalen Halme nehmen die einzelnen Blatinserktionen mit dem Umfange nach oben ziemlich gleichmässig an Länge ab. In dem gedrehten Halme dagegen nehmen sie, abgesehen von den paar untersten Insertionen, welche der stärker verdickten Halmbasis entsprechen, von unten nach oben zu, sind in der aufgebauchten Region im Allgemeinen am grössten und nehmen erst höher oben wieder ab. Die Zunahmen und Abnahmen sind nicht ganz gleichmässig, denn die einzelnen Blattlängen schwanken etwas, aber die mittleren Maasse der grösseren Gruppen von Insertionen lassen sie deutlich erkennen.

Die Insertionen von Blatt 8—14 messen durchschnittl. 19,9 cm Länge

15—21	„	„	20,1	„	„
22—28	„	„	20,3	„	„
29—35	„	„	20,0	„	„
36—42	„	„	19,0	„	„
43—49	„	„	18,4	„	„
50—54	„	„	18,0	„	„

Der grösste Umfang des Halmes zwischen Blatt 31 und 32 fällt zwar ein wenig über die grösste Blattbreite (Blatt 27 misst 21,2 cm) hinaus, indessen stimmen, wie gesagt, die allgemeinen Verhältnisse sehr gut zusammen und auch an den normalen Halmen finden sich nicht unbedeutende Unregelmässigkeiten in den Insertionslängen.

Also alle die genannten Verhältnisse sprechen augenscheinlich dafür, dass tangentialer Zug in der Halmwand stattgefunden haben muss.

Dem scheint nun die im Abschn. II betonte Thatsache zu widersprechen, dass ausser am oberen und unteren Ende der Drehung, wo plötzliche starke Faserkrümmungen resp. Hemmungen des Längenwachsthums eintraten, sich nirgends deutliche Spuren von Zerrungen in der Halmwand selbst finden. Die Radialrisse des Diaphragmas gehen höchstens bis zur Innenwand und reichen nie in die Wand selbst hinein. Die infolge der Austrocknung in der Nodalzone der Wand entstandenen Tangentialspannungen erzeugten zwar zahlreiche, dem Faserverlaufe folgende kleine Spalten, aber diese fallen fast nie mit den Radialrissen des Diaphragmas zusammen.

Den Radialrissen des Diaphragmas entsprechen vielfach sogar Knickungen in der Wand. Aus diesen hätten, wie man schliessen könnte, durch eine dehnende Kraft bei der mässigen tangentialen Verfestigung unbedingt Spalten entstehen müssen.

Die Erklärung für diese auffallenden, den vorhin auseinander-gesetzten scheinbar widersprechenden Verhältnisse liegt darin, dass das Längenwachsthum der Internodialfaser, als es zum Einriss der äusseren (letzten) Diaphragmazone gekommen war, erlosch. Der Bruch der äusseren, ausserordentlich starken Diaphragmagewebe, welche sich bereits bedeutend verfestigt hatten (wie die Bruchstellen be-weisen), war die letzte Leistung des internodialen Längenwachsthum's. Mehrfach reichen die Radialrisse übrigens nicht einmal bis zur Innenfläche der Wand. Dass die Austrocknungsrisse nicht mit den Radialspalten des Diaphragmas zusammenfallen, beruht darauf, dass die tangentielle Zugspannung in der Nodalportion der Wand gerade über den intakten Diaphragmastücken entstehen musste, während an den Knickungen eine tangentielle Compression der äusseren Wandschichten stattfand.¹⁾

Ein weiterer Punkt in der ganzen Frage ist nunmehr klar zu stellen, welcher nicht mechanischer, sondern physiologischer Natur ist. Warum sind die unter tangentialer Zugspannung stehenden Wände des gedrehten Halmes radial verdickt und zwar besonders stark in der unteren Internodialzone, wo doch nach dem Vorge-tragenen die stärkste Dehnung stattgefunden haben muss? Ferner: Wie ist es denkbar, dass ein unter Zugspannung stehendes wachsen-des Gewebe, wie dasjenige des Diaphragmas so bedeutende abnorme Dimensionen annehmen kann?

Die Antwort darauf kann nur lauten: Durch abnorm gesteigertes, correlatives Wachsthum infolge der ausserordentlichen Hemmung des internodialen Längenwachsthum's. Direct kann ich das freilich nicht beweisen, denn ich war leider nicht in der Lage, im Längenwachs-thum begriffene, geeignete Bambushalme zu experimentellen Ver-suchen benützen zu können. Es gelang mir dagegen, an wachsen-den Bocconia-Internodien unter starkem Längsdruck, welcher das Längenwachsthum auf etwa die Hälfte des normalen reducirte, mehrere Male nicht bloss die schon bekannten correlativen Wandverdickungen, sondern auch, wenn auch nicht bedeutende Erweiterungen der Stengelhöhle zu erzielen. Ich kann zwar nicht beweisen, dass in den aufgebauchten Partien während des Vorganges tangentielle Zug-

1) Damit ist meine frühere, nicht ganz zutreffende Darstellung des Vor-ganges, wie er in dem Ber. d. D. bot. Ges. ganz kurz angedeutet wurde, be-richtigt.

spannung herrschte, auch nicht aus den anatomischen Bildern, indessen ist es nicht unwahrscheinlich.¹⁾

Dass die Halmwand unter den besagten Umständen gleichzeitig abnormes, radiales und tangenciales Wachsthum erfuhr, ist, wenn auch nicht durch das Experiment bewiesen, so doch als Thatsache nicht zu bezweifeln. Ueber die Möglichkeit, dass das Diaphragmagewebe unter ausschliesslicher Zugspannung durch die Hemmung des Wachstums benachbarter Theile correlativ so sehr sich auszudehnen vermag, ist gar nichts bekannt. Diese Frage verlangt speciell eingehende Untersuchung, welche zu machen ich nicht in der Lage war. Jedenfalls ist die Thatsache des abnormen Wachstums gegeben und ebenso ist an der Entstehung gleichzeitiger Zugspannungen während der Entwicklung nicht zu zweifeln.

Vergleicht man in Tabelle I die Reihen *B*, *C* und *F*, sowie in Tab. II die Reihe *L*, so fällt sofort auf, dass im oberen Theile des Halmes bei langsam abnehmendem Umfang der zur Faser normale Umfang doppelt so rasch abnimmt und dass gleichzeitig die Bandbreite und der Steigungswinkel der Insertionsspirale bis zum cm 210 zunehmen. Es besagt dies, dass die Aufbauchung im oberen Halmtheil im Verhältniss weniger auf Rechnung der tangentialen Dehnung als der Verbreiterung und Schiefstellung des Internodialfeldes vor sich ging. Dabei musste die negative Longitudinalspannung der Wand verhältnissmässig stärker werden, wie in der Halmmitte. Dies geht nun thatsächlich aus dem im Durchschnitt wenn auch nur um wenig stumpferen Kreuzungswinkel, sowie den grösseren Unregelmässigkeiten (localen Aufbauchungen und Einziehungen) der Wand hervor. Gleichzeitig bleibt die Wanddicke, wie früher bereits erwähnt, nur um ein Geringes hinter der Mitte des Halmes zurück. Also haben wir hier im Verhältniss zu der Höhe der Halmregion ein noch mehr wie in der Mitte gesteigertes correlatives Dickenwachsthum.

Es liegt nahe, hier anzunehmen, dass das für die obere Halmregion abnorm gesteigerte Längenwachsthum, das bedeutendste am ganzen gedrehten Halme, selbst correlativ gesteigert wurde durch die Hemmung des Längenwachstums der unteren Halmtheile. Das correlativ gesteigerte Längenwachsthum führte durch seine Hemmung seiner-

1) Die Versuche bieten vor Allem die Schwierigkeit, dass an Internodien von unzureichendem Querschnitt bei stärkerem Druck allzu leicht Krümmungen stattfinden. Dieselben werden übrigens mit anderen einschlägigen fortgesetzt, und ich werde später darüber besonders berichten.

seits wiederum relativ noch mehr gesteigertes, correlatives, radiales Dickenwachsthum herbei.

Auffallend sind, wie gesagt, die Unregelmässigkeiten in dem oberen Halmstück. Sie erklären sich vielleicht aus dem starken Gegensatze der beeinflussenden Factoren: Relativ stärkste Longitudinalspannung bei geringer Anlage der Faser zu tangentialem Wachsthum.¹⁾

Wie verwickelt der ganze Vorgang war, wird übrigens in noch helleres Licht gesetzt, wenn man berücksichtigt, dass die Drehung und umgekehrt kegelförmige Aufspreizung des unteren Halmtheils nicht von ursprünglich cylindrischer, wie zur Vereinfachung angenommen, sondern von der Gestalt eines annähernden aufrechten Rotationskegels ausging. Es fand also zuerst gewissermaassen der umgekehrte Process statt. Die Wahl des Cylinders als vereinfachende Ausgangsgestalt war insofern vollberechtigt, als die Umformung von dem aufrechten zu dem umgekehrten Kegel durch cylindrische Gestalt hindurchführt.

Es ist in hohem Grade bewunderungswürdig, wie in diesem complicirten System von Spannungen verhältnissmässig so geringe Störungen auftraten, bzw. ein so allgemeines Gleichgewicht herrschte. Dasselbe beruht offenbar neben der verhältnissmässigen Dünne der Halmwand und der Gleichmässigkeit ihres Gefüges auf der überaus grossen Regelmässigkeit des Bambuswachsthums, welches in der Ausgestaltung des gedrehten Halmes das mögliche Mindestmaass von Spannungen erreichte.

Die ausschlaggebenden Factoren bei dem Endresultate waren also: Einerseits die dem Internodialfelde zweifellos als Anlage inwohnende, in arithmetischem Verhältniss sich steigernde und wieder abnehmende Wachsthumintensität der aufeinanderfolgenden Abschnitte, andererseits der sehr regelmässige Bau der Wand, der in Analogie mit dem normalen Halm auf nach oben ebenso regelmässige Abnahme der Widerstände schliessen lässt.

Anhang.

Eine Berechnung der wirklichen Verhältnisse musste zu allem Ueberfluss über die angenommene Krümmung des Internodialbandes in der Kegelfläche absolut sichere Auskunft geben. Die Messungen hatten, wie früher ausgeführt wurde, ergeben, dass die Bandränder, wenn das Band in die Ebene abgewickelt wurde, in ihrem Gesamt-

1) Vgl. übrigens auch die etwas grösseren Unregelmässigkeiten bei der Längenabnahme der oberen Internodien des normalen Halmes Fig. 19.

verlauf geraden Linien wenigstens sehr nahe kommen, das Band also ein annähernd geodätisches Band des Kegelmantels sein müsse. Demnach musste auch die als Kreisfläche angenommene¹⁾ Grundfläche des Kegelstumpfes (der grössten Aufbauchung des berechneten Halmstückes entsprechend), sowie ihre Gegenfläche in bestimmtem Verhältniss stehen.

Ich habe eine Reihe solcher Berechnungen angestellt, habe aber dabei die Aufbauchung der unteren Internodialzone nicht mit in Rechnung gezogen, sondern nur diejenige der oberen Internodialzone, also die Grössen der Tabelle I, C, 2. indem ich aus der spiraligen Maasslinie, welche die betreffenden Grössen lieferte, direct nach bekannten Formeln die jeweiligen Umfänge berechnete. Ich legte also der Berechnung einen mathematischen Kegelstumpf zu Grunde, dessen Umfänge der Dicke des Halmes, aus seiner oberen Internodialzone berechnet, entsprachen. Im Uebrigen wählte ich für die Berechnungsversuche möglichst regelmässig gestaltete Halmstücke aus. Unter anderem dasjenige zwischen dem cm 67,5 und dem cm 140, dessen Ergebniss ich hier mittheilen will. Das Stück bildete einen umgekehrten Kegelstumpf von 72,5 cm Höhe, 23,2 cm Grundflächenumfang (bei cm 140) und 21,0 cm Gegenflächenumfang (bei cm 67,5). Das ihn spiralig umziehende Band besitzt bei cm 67,5 7,3 cm Breite, bei cm 140 9,8 cm Breite und eine Länge von 178,4 cm. Diese Länge wurde mittelst Fadens gemessen im oberen 5. Siebentel des Internodialfeldes, wo die Aufbauchung die geringste ist, während der Insertion selbst etwas hervorragt und genau zu messen schwierig ist (vgl. die Bemerkung zu Tab. I). Am unteren, spitzen Ende des Kegelstumpfes war die Aufbauchung der unteren Bandzone so minimal, dass sie vernachlässigt und die oben angegebene Grösse des Umfanges mit 21,0 cm in Rechnung gezogen wurde. Für das obere Ende des Abschnittes dagegen ergab sich aus der Zugrundelegung der kürzesten Bandlänge von 24,5 cm eines Umganges²⁾ und dessen Höhe zwischen entsprechenden Punkten der nämlichen Mantellinie nach bekannten Rechnungsmethoden 22,19 cm Umfang statt der direct gemessenen 23,2 cm. Der in Rechnung zu ziehende Rotationskegel mass also auf 72,5 cm Höhe 22,19 cm Grundflächenumfang und 21,0 cm

1) Was, da es ja nur auf den Umfang ankommt, vollkommen berechtigt ist.

2) Die grösste Bandlänge auf derselben Strecke (in der unteren Internodialzone) gemessen, ergab 25,8 cm auf einen Bandumgang. Hieraus berechnete sich ein Umfang von 23,4 cm. Gegenüber dem direct gemessenen Umfang von 23,2 cm zeigt dies, wie die Aufbauchung der basalen Bandzone den wirklichen Umfang überwiegend beeinflusst.

Gegenflächenumfang. Der Winkel, welchen die Bandränder einschliessen, ergab sich aus der Länge des Bandes und der Differenz der Breiten an seinen Enden zu $47^{\circ}49''$. Der Centriwinkel eines Kreissektors, welcher den Mantel eines Rotationskegels von den angeführten Dimensionen bildet, misst dagegen $55^{\circ}34''$. Infolge dessen würde das obige Band, wenn es ein geodätisches wäre, eine Grundfläche von nur 22,01 cm Umfang statt der berechneten 22,19 cm ergeben. Wie hieraus zu ersehen, bildet das Internodialfeld kein wirkliches geodätisches Band, sondern nur ein angenähertes. Sein Ränderwinkel ist etwas kleiner als er sein müsste, infolge dessen ist es in der Fläche gekrümmt und zwar wendet es die Convexität seiner Krümmung dem oberen, verdickten Halmtheile, die Concavität der Halmbasis zu. Damit ist auch bewiesen, dass die longitudinale Druckspannung und als ihre Folge tangentielle Zugspannung in dem betr. Halmstück überwog.

VII.

Kurze Mittheilung über Resultate einiger Versuche an lebenden Pflanzen.

Der Versuch, geeignete Pflanzen durch unnachgiebige Spiralzonen zur Torsion ihrer Achse zu zwingen, ist meines Wissens bisher nicht angestellt worden, vielleicht deshalb, weil man es nicht für der Mühe werth hielt, eine so selbstverständlich scheinende Sache praktisch zu erproben. Es schien mir bei meiner Beschäftigung mit der Frage der Zwangsdrehung aber doch angezeigt, ihn einmal zu machen, um auf eine ganze Reihe von Fragen Antwort zu erhalten.¹⁾

Die Versuche wurden 1892 geplant, zum Theil bereits 1893 angestellt und seitdem mehrfach wiederholt. Besonders wurden dazu, da die Auswahl der zur Verfügung stehenden geeigneten Arten nicht gross war, *Asparagus officinalis* und *Bocconia cordata* benützt. Die Ausführung bestand in Herstellung von mehr oder weniger nachgiebigen bis unnachgiebigen Spiralzonen aus Collodium oder Zwirn-

1) Ich bemerke ausdrücklich, dass ich diese Versuche, an die sich eine grössere Reihe anderer anschloss, über Hemmung des Längenwachstums und Beeinflussung des Tangentialwachstums hohlcylindrischer Stämme, die zum Theil noch nicht zum Abschluss gekommen sind, hier an dieser Stelle nur vorläufig erwähne und später darauf zurückkommen werde.

Ueber das Verhältniss des mechanischen Vorganges solcher künstlicher Drehungen mittelst einer unnachgiebigen Spiralzone, z. B. eines Fadens, zu der echten Braun'schen Zwangsdrehung vgl. den Anfang der „Geometr. Betrachtungen“.

fäden, die mit Collodium (mittelst Pinsel) befestigt wurden oder aus Gummibändern. Manchmal wurden die Enden mit quer durch den Stengel gesteckten dünnen Nadeln befestigt. Die benützten Stengel mussten natürlich in möglichst intensiver Streckung begriffen sein. Gerade in der Zeit des stärksten Wachstums ist aber häufig die Anlegung der unnachgiebigen Spiralzone unmöglich oder sehr erschwert, man muss sich daher mit relativ geringeren Wachstumsintensitäten behelfen.

Ich will hier von diesen Versuchen übrigens nichts weiter mittheilen, als dass es mit Leichtigkeit gelingt, auf die geschilderte Weise Stengel zu dauernder Drehung zu bringen.

Um nur ein Beispiel von *Asparagus* anzuführen, welches den Gang der Gesamtdrehung in Kürze demonstrieren soll, so ergab eine Pflanze von 18,15 cm Länge, von der ein 9,55 cm langes Stück unterhalb der Endknospe $15\frac{2}{5}$ annähernd gleichweit entfernten Fadenumgängen versehen worden war, vom 2.—9. Mai 1893 folgendes Resultat: Der umwickelte Abschnitt streckte sich in dieser Zeit von 9,55 cm auf 16,1 cm Länge und seine Spitze drehte sich dabei um 212° .¹⁾

Wenn es gelingt, in sehr jugendlichen Stadien die unnachgiebige Spiralzone anzulegen, so kann man während der Drehung jene durch einen Schnitt unterbrechen, wie de Vries es an seinen drehenden *Dipsacus* gethan hat, ohne dass die Drehung dadurch gestört wird. Nach den Ausführungen in den vorhergehenden Abschnitten ist dies mechanisch sofort begreiflich.

Ebenso gelangen unter Anderem Versuche mit *Bocconia cordata*, bei der mehrfach eine deutliche Aufbauchung neben schwacher Wandverdickung auftrat. In diesen Fällen war einfache Hemmung des Längenwachstums und Anlegung einer wenig nachgiebigen Spiralzone combinirt werden. Es entsprechen diese Versuchsbedingungen einigermaßen den Bedingungen, unter welchen sich der gedrehte Bambushalm entwickelte.

Stärkere correlative Wandverdickungen, zum Theil auch mit tangential verstärktem Wachsthum wurden erzielt durch einfache Hemmungen des Längenwachstums einzelner Internodien, indem

1) Vgl. Figur 7 Tafel I. Dieselbe gibt einen unter ähnlichen Bedingungen gedrehten Spargelschössling wieder. Sie rührt nicht von dem erwähnten, sondern von einem andern Versuch. Von dem angeführten, der stärkere Drehung zeigte, wurde leider keine Photographie angefertigt und das conservirte Präparat der anatomischen Untersuchung geopfert.

oberhalb und unterhalb der begrenzenden Knoten Bänder angelegt wurden, welche durch mehr oder minder unnachgiebige Längsspangen verbunden waren.¹⁾

VIII.

Beleuchtung einiger Resultate bisheriger Forschungen.

Wie H. de Vries richtig bemerkt, ist die Cultur einer erblichen Drehrasse unentbehrlich für bezügliche physiologische Experimente.²⁾ Eine ganze Reihe von Punkten lässt sich sicherlich nur auf diesem Wege endgiltig aufklären. Andere, wie manche mechanische Fragen dagegen lassen sich zweifellos auch mit voller Sicherheit am fertigen Objecte studiren und zur Lösung bringen. Ich habe mich daher mangels lebenden Materiales³⁾ bei vorliegender Untersuchung wesentlich auf die Beantwortung solcher Fragen beschränken müssen.

Ich habe nunmehr die Aufgabe, meine in dem Vorstehenden dargelegte mechanische Erklärung der Verhältnisse bei der Braunschen Zwangsdrehung mit den bisher in der Litteratur ausgesprochenen Auffassungen aus einander zu setzen. Ich kann mich hier um so kürzer fassen, als H. de Vries in seiner sehr verdienstvollen Arbeit „Monographie der Zwangsdrehungen“ die wichtigeren älteren Aeusserrungen über den Stoff bespricht. Ich habe dem von ihm darüber Geäusserten kaum etwas beizufügen.

Paul Magnus' Erklärung der Zwangsdrehung sind bereits von H. de Vries (pag. 131 ff.) hinreichend analysirt und für *Dipsacus* widerlegt worden. Im Uebrigen fordert zwar jede Art, wenn nicht jeder einzelne Fall — es liegt das in der Natur des gewissermaassen „Gesetzlosen“ der teratologischen Bildungen — eine besondere Untersuchung, doch liegen ja die allgemeinen Gesichtspunkte klar zu Tage.

1) Ein zufälliges, interessantes Ergebniss ergab *Bocconia* bei Einschnürungsversuchen mit Gummibändern, die mittelst durch den Stengel gesteckter Nadeln befestigt worden waren. Der Wundreiz des Stiches verursacht hier gallenartige Parenchymwucherungen, welche förmliche Knoten im Internodium erzeugen. Dabei findet die Auftreibung mit solcher Kraft statt, dass starke Bandagen dadurch gedehnt werden. Wie ich feststellte, ist ausschliesslich der traumatische Reiz, vielleicht aber auch der Reiz der aus den verwundeten Milchsclhäuchen ausfliessenden Milch die Ursache. Letzteres war bisher nicht festzustellen. Näheres darüber werde ich anderer Stelle mittheilen.

2) l. c. p. 52.

3) Es war mir hier aus den verschiedensten Gründen nicht möglich, mich auf die Cultur zwangsdrehender Formen einzulassen.

Die Abgrenzung kann nur eine mehr oder weniger künstliche sein. Aus der Darstellung des hier zu Grunde liegenden Beispiels geht ohne irgend welchen Zweifel hervor, dass auch bei zerstreutblättrigen Pflanzen echte Zwangsdrehung nach dem Braun'schen Schema auftreten kann. Ich schliesse mich übrigens im Allgemeinen den von de Vries vorgebrachten eingehenden Erörterungen über einfache Torsionen an, obwohl ich es für nicht unmöglich halte, dass bei manchen der genannten Beispiele im Grunde die gleiche, wenn auch äusserlich weniger deutlich oder gar nicht hervortretende Ursache besteht. Praktisch wäre es vielleicht, unter der Bezeichnung der Braun'schen Zwangsdrehung ganz allgemein alle Fälle zusammenzufassen, bei denen die Drehung mit einer abnormen Verwachsung der Blatinsertionen zusammenhängt, ob diese äusserlich sichtbar ist oder ob nur subcutane Gewebeverbindungen vorhanden sind.

Anders liegt die Sache mit denjenigen Anschauungen von de Vries, welche sich an die Alexander Braun's eng anschliessen. A. Braun sagt: „Zu den abnormen Drehungen, welche dem kurzen Weg der Blattstellung folgen, gehört die Zwangsdrehung, welche bei vielen Pflanzen eintritt, wenn die normal paarige oder quirlständige Anordnung der Blätter in eine spiralige übergeht. Wenn nämlich in solchen Uebergangsfällen die in spiraliger Ordnung sich folgenden Blätter an der Basis inseitig der Spirale folgend zusammenhängen, so muss der Stengel in seiner allseitigen Streckung behindert durch ungleiche Dehnung eine spiralige Drehung annehmen, die so weit gehen kann, dass die Blätter mit senkrecht gestellter Basis eine einzige Reihe bilden. Der im Längenwuchs behinderte Stengel dehnt sich dabei oft stark in die Dicke und erscheint dann monströs aufgeblasen. Viele derartige Fälle sind von den Autoren beschrieben worden, jedoch ohne Einsicht in den Grund dieser Missbildung.“¹⁾

Dazu bemerkt H. de Vries, dass er „den Erklärungsversuch Braun's nicht als eine vollendete mechanische Theorie der eigentlichen Zwangsdrehungen betrachte, und dass er sich klar bewusst sei, dass auch seine eigenen Experimente eine solche aufzustellen nicht erlauben“. Indessen nimmt er die Braun'sche Erklärung an und findet sie bestätigt durch die bekannten Thatsachen, welche er dann in sieben Gruppen aufzählt.

Es ist nun zweifellos dieser Anschauung insofern ohne Weiteres zuzustimmen, als sie die spiralige Verbindung der Blatinsertionen,

1) Ber. d. Berl. Ak. 1854 p. 432, citirt nach H. de Vries, Mon.

resp. den dadurch bedingten spiraligen Bau des drehenden Stammorgans für die auffallende Erscheinung verantwortlich macht. Es hängt daran ganz ohne jeden Zweifel der Vorgang der „echten“ Braunschens Zwangsdrehung. Man kann, wie ich in den geschilderten Versuchen gezeigt habe, sich streckende Stengel leicht zur Drehung bringen durch künstliche Erzeugung einer unnachgiebigen oder weniger nachgiebigen Spiralzone auf ihrer Oberfläche. Dass diese spiralige Zone keine bedeutenden Zerrungen auszuhalten, also nicht sehr widerstandsfähig zu sein braucht, geht aus dem Erfolg bei sogar sehr schwacher Verbindung des herumgelegten Fadens mit der Stengeloberfläche hervor. Auch eine einfache Collodiumspirale hatte schon eine gewisse Wirkung.

H. de Vries spricht zwar nirgends deutlich aus, wie er sich den Vorgang der Drehung mit den dabei auftretenden Spannungen eigentlich denkt, man kann aber aus verschiedenen seiner Ausführungen einigermaßen darauf schliessen. Er führt unter den That-sachen, welche für die Braun'sche Erklärung sprechen, den Erfolg seiner Durchschneidungen der Blätterspirale sich drehender Dipsacusstengel an, welche, in hinreichender Länge und Tiefe der Einschnitte im Beginn der Drehung vorgenommen, bewirkten, dass die Stengel sich nicht drehten, sondern, soweit die Einschnitte reichten, sich gerade streckten. Er sagt dann weiter¹⁾: „Die Pflanzen machen gar oft dasselbe Experiment. Sie durchreissen die Spirale, und das betreffende Internodium wächst oft zu bedeutender Länge ohne Torsion aus. Es trägt dann auf einer Seite eine Wundlinie, welche die Spirale der oberen und unteren Theile verbindet.“ Eine auffallende und nicht seltene Form der Erscheinung erwähnt er dabei, in der die Spirale mitten in dem Fusse eines Blattes aufgerissen wird und dieses dann wie mit zwei weit abstehenden Beinen den beiden Enden des gestreckten Internodiums aufsitzt. Dann constatirt er im Allgemeinen richtig, dass Arten mit normal kurzen Internodien nur in geringem Grade verdickte Zwangsdrehungen bilden, während Arten mit sehr langen Gliedern monströs aufgeblasen werden. Saftige Stengel scheinen nach ihm in der Ausdehnung ihrer Internodien weniger behindert zu werden als fester gebaute. Auch das Fehlen einer Anschwellung bei *Deutzia* und *Weigelia* sei wohl zum Theil dem Holzreichthum ihrer Stengel zuzuschreiben, doch scheine auch die Dehnbarkeit der Blattbasen ins Gewicht zu fallen, indem gedrehte Zweige von *Weigelia*

1) Monogr. p. 126.

amabilis und Blütenstände von *Lupinus luteus* auffallend verbreiterte Blatinserktionen besitzen.

Nach all diesem scheint also der Autor bei Entstehung der Zwangsdrehung ausschliesslich an Zugspannung und Krümmung der Faser durch den Zug der Blatinserktionen, bei den Auftreibungen nur an Dehnung des Gewebes zu denken.

Indessen entspricht das nach seinem eigenen Material der Sachlage zum Theil offenbar nicht. Prüft man die näheren Angaben über die verschiedenen Vorkommnisse mit Hilfe der Abbildungen genauer¹⁾ so ergibt sich folgendes: Die Risslinien und „zweibeinigen“ Blätter finden sich alle oder fast alle an den sog. Uebergangsblättern, d. h. an den unteren und oberen Enden der gedrehten Stengelstücke, genau an denselben Stellen, wo auch bei dem gedrehten Bambushalme sich Risse finden. Innerhalb der stärkeren Drehungen, welche sich über mehrere Blatinserktionen erstrecken, finden sich dagegen in der Regel solche Bildungen nicht. Dagegen treten uns hier nunmehr die charakteristischen Auftreibungen resp. Aufbauchungen entgegen, innerhalb welcher sich doch genau ebensolche (tangential) schwache Punkte der Blattbasen²⁾ finden, wie in den Uebergangsblättern. Im Gegentheil sehen (nach den Abbildungen) diese Auftreibungen mit ihren vortretenden Rippen, die einander häufig sehr genähert erscheinen, wie tangential (normal zur Faserrichtung) zusammengeschoben oder gepresst aus, so dass man auf den ersten Blick unwillkürlich auf eine starke Pressung (in der Richtung der Insertionen) schliessen möchte. Irgend einen Anhaltspunkt für Zugwirkungen in der Richtung der Blattspirale findet man aber nicht. Gleichzeitig kreuzen sich die Fasern mit der Spirale, wenn auch nicht unter rechtem Winkel, soweit man aus den (nach Photographie hergestellten) Abbildungen schliessen kann, aber doch wenigstens unter einem nur wenig spitzen oder nahezu rechten Winkel, wogegen an vielen Punkten, wo deutliche Anzeigen von Verlängerungen der Blattspirale zu sehen sind, die Kreuzung sehr spitzwinkelig erfolgt und Auftreibungen fehlen. Für *Weigelia amabilis* und den Blütenstand von *Lupinus luteus* geht aus der Abbildung sehr schön die spitzwinkelige Kreuzung von Faser und Spirale hervor.

1) Z. B. Monogr. p. 50 ff., Tafel VI Figur 1 und 7; Tafel VII Figur 4 etc.

2) An den Basen der *Dipsacus*blätter fehlen beiderseits der Mittelnerven quere Verbindungen des sonst geschlossenen Bündelringes. Vielleicht ist das Gewebe auch sonst hier weniger widerstandsfähig.

Also gerade dort, wo sehr spitzwinkelige Kreuzung von Faser und Insertion sich findet, vergesellschaftet sie sich mit auffallend verbreiterten Blattinsertionen und gleichzeitig fehlt die Aufbauchung. Andererseits treffen rechtwinkelige Kreuzung, normale Insertionsbreiten, Zusammenrücken der Längsrippen und Aufbauchung zusammen.

Es ist ja vielleicht gewagt, ohne das Material selbst in Händen zu haben, nach blosser Abbildung und Beschreibung solcher Bildungen zu urtheilen, indessen habe ich kaum einen Zweifel, dass hier der in der „mechanischen Betrachtung“¹⁾ erörterte Fall vorliegt und dass in der Richtung der Blattinsertionen wirkende Druckspannung, zum mindesten Gleichgewicht der longitudinalen und tangentialen Drücke, resp. Widerstände herrscht. Es scheinen hier keine Dehnungen, sondern nur geometrische Erweiterungen des Stengels vorzuliegen. Im Falle der nicht aufgetriebenen Weigelia-Zweige und Lupinus-Blüthenstände mit ihren spitzen Kreuzungswinkeln liegen dagegen, wie H. de Vries zweifellos richtig urtheilt, Dehnungen vor. Natürlich muss, wie schon betont, jeder Fall auf die Gründe seines speciellen Verhaltens untersucht werden.

Was die Einschneideversuche H. de Vries' anlangt, so werden die Drehungen und die Spannungen natürlich auch eintreten, wenn einige wenige Elemente des Systems aus dem Verbande gelöst werden. Bei den Dipsacus-Auftreibungen, wo offenbar Druck in der Richtung der Insertionsspirale herrschte, wird ein diese durchsetzender kürzerer Einschnitt in der Richtung der Faser gar keinen Einfluss haben. Es muss eine mehrfache starke Lockerung des Systemverbandes eintreten (die nach ab- wie aufwärts stark verlängerten tiefen Einschnitte H. de Vries'), wenn Drehung nicht eintreten soll. Eine andere Frage aber ist, ob der thatsächliche Drehungsvorgang nicht auch schon allein durch die spiralige Verbindung der Blätter erzeugt werden könnte? Dies ist thatsächlich der Fall, wie meine praktischen Versuche, welche ich mit künstlicher Zwangsdrehung angestellt habe, beweisen. Sobald die spiralige Verbindung der oberflächlichen Gewebeelemente z. B. durch einen Faden hergestellt ist, dreht sich ein wachsender Stengel in ähnlicher Weise wie bei der natürlichen Zwangsdrehung.

Was übrigens die bekannten Aufbauchungen zwangsgedrehter Stämme anlangt, so sind die meisten, welche ich bisher sah, sowohl an den natürlichen Objecten selbst, wie in Abbildungen so wenig regelmässig, dass verhältnissmässig wenig damit anzufangen ist. Eine Ausnahme bildet die Abbildung eines gedrehten Stengels von Equi-

1) p. 307 ff.

setum *Telmateja* von *Reinsch*, welche auch *H. de Vries* erwähnt.¹⁾ Hier scheint eine sehr regelmässige Bildung vorzuliegen, welche darauf schliessen lässt, dass drehende, dickstengelige *Equisetum*-Arten für das Studium der bezüglichen Erscheinungen an der lebenden Pflanze ebenso wie *Bambusa* ganz besonders geeignet wären. Auch das mehrfach bereits erwähnte Exemplar von *Mentha sylvestris*, welches ich lebend beobachtete, zeigte relativ regelmässige Verhältnisse und an seiner aufgebauchten unteren Stengelpartie deutliche Anzeigen von Druck in der Richtung der steil aufgerichteten Insertionsspirale. Zwei Einschnitte, welche nach Art der *de Vries*'schen mit Vorsicht gemacht wurden, da das Exemplar zur Samenbildung gebracht werden sollte, verhinderten die Drehung nicht und klafften auch nicht.

H. de Vries kommt auf Grund seiner Versuche an drehenden *Dipsacus*-Stengeln zu folgendem Resultat: „Als Schlussergebniss zeigt sich, dass die mechanische Ursache der Torsion nicht allein die spirale Verwachsung der Blattbasen mit ihren Gürtelverbindungen und dem Diaphragma in der Höhlung des Stammes betrachtet werden muss, sondern die spirale Anordnung der Blattbasen nebst den von ihren Blattspuren durchlaufenen Abtheilungen des Stengels (für jedes Blatt bis zum nächst unteren Umgang der Spirale gerechnet). Erst wenn oder soweit diese Abtheilungen von einander losgelöst werden, bleibt die Drehung aus. Offenbar ist diese Auffassung des Mechanismus mit dem Satze *Braun*'s keineswegs im Widerspruch, sondern kann als eine Präcisirung dieses Satzes betrachtet werden.“

Dieser Schlussfolgerung des Verfassers der Monographie kann ich also nach meinen früheren Ausführungen in ihrer allgemeinen Fassung nicht beistimmen, vielmehr wird nach meiner Ansicht bei *Dipsacus* das ganze drehende System, wenn einmal die Schiefstellung der Faser eingetreten ist, durch Druckspannung in der Richtung der Insertionsspirale und nicht durch die spirale Insertion resp. durch eine besondere Gewebeverbindung in der Internodialzone in der Drehung erhalten. Dagegen spielt bei dem Beginne der Schiefstellung der Faser die Zugspannung der Insertion eine wichtige Rolle.

In sehr dankenswerther Weise hat *H. de Vries* die verschiedenen Formen der Zwangsdrehung aus einander zu halten versucht. Er hat damit zweifellos eine Ordnung in die Sache gebracht. Er hat die Zwangsdrehungen von Stämmen, welche nach *Braun*'scher Darstellung durch Verwachsung einiger oder vieler spiralig gestellter

1) *Flora* 1858 p. 75 und Tafel III Fig. 3.

Blätter entstehen, in „eigentliche“ und „uneigentliche“ eingetheilt. Zu den ersteren rechnet er die Zwangsdrehungen von Arten, deren Blätter in normalen Individuen decussirt oder wirtelig gestellt sind, zu den letzteren diejenigen der Arten mit zerstreuten Blättern. Obschon derartige Bezeichnungen an sich keine grosse Bedeutung haben, so widerstrebt es mir doch in einem Falle, wo mechanisch gar kein und morphologisch kaum ein wesentlicher Unterschied besteht, so scharf trennende Bezeichnungen zu gebrauchen. Es liessen sich die verschiedenen Formen der Zwangsdrehung wohl praktischer nach dem mechanischen Moment ordnen, beispielsweise nach der Lage der hemmenden Spirale im Verhältniss zur Stammwand, ob in der Nodalzone der Wand, ob in einem Diaphragma, oder ob vielleicht ganz peripher in den verwachsenen Blattbasen oder in ähnlicher Weise, vielleicht mit besonders zu bezeichnenden Uebergangstypen. Jedenfalls lässt sich die Bezeichnung „uneigentliche Zwangsdrehung“ für den in diesem Aufsatz behandelten Fall nicht aufrecht halten, damit aber wäre schon die Eintheilung durchbrochen.

A. Braun sagt zwar¹⁾: Zu den abnormen Drehungen, welche dem kurzen Weg der Blattstellung folgen, gehört die Zwangsdrehung, welche bei vielen Pflanzen eintritt, wenn die normal paarige oder quirlständige Anordnung der Blätter in eine spiralige übergeht. Wenn nämlich in solchen Uebergangsfällen die in spiraliger Ordnung sich folgenden Blätter an der Basis einseitig der Spirale folgend zusammenhängen u. s. w.“ H. de Vries sagt in seiner Besprechung der Braun'schen Theorie, diese Auffassung sich aneignend²⁾: „Zwangsdrehung kommt nur bei Arten mit quirlständigen und decussirten Blättern vor“. „Die uneigentliche Braun'sche Zwangsdrehung von *Crepis* und *Fagopyrum* scheint äusserst selten zu sein und erfordert ganz bestimmte teratologische Abweichungen (Spaltung oder Verwachsung von Blättern).“ Es ist dem entgegenzuhalten, dass „teratologische“ Abweichungen, d. h. Variationen in jedem Falle eintreten müssen, wenn eine spiralige Zone, welche Drehung bei der Streckung bedingt, entstehen soll. In diesem Sinne wäre die Verwachsung der Blätter bei *Pycnophyllum*, wenn sie hier auch häufig sozusagen normal auftritt, ebenfalls teratologisch. A. Braun hat keine ausgesprochenen Fälle von typischer Zwangsdrehung bei zerstreutblättrigen Pflanzen, wie bei *Bambusa*, gekannt, sonst hätte er, möchte ich glauben, die

1) Ber. Verh. d. Berl. Akad. 1854, citirt nach H. de Vries l. c. p. 122, da ich die Originalabhandlung z. Z. nicht mehr in Händen habe.

2) l. c. p. 123.

oben angegebene Begrenzung seiner echten Zwangsdrehung kaum aufgestellt. Ebensowenig war ihm ein Fall von Verwachsung nach dem „langen Weg“ der Blattspirale aufgestossen.

Ich muss übrigens hier ausdrücklich betonen, dass es mir fern liegt, mit diesen paar kritischen Bemerkungen die Verdienste des anerkannten Forschers um die vorliegende Frage irgendwie verkleinern zu wollen.

IX.

Aphoristische Erörterung einiger morphologischer und biologischer Verhältnisse.

Dass manche Fasciationen bis zu einem gewissen Grade samenbeständig sind, weiss man seit langer Zeit. Die purpurnen, gekrausten Blüthenkuchen von *Celosia cristata* in unseren Gärten sind ja allbekannt. Dass aber auch zwangsdrehende Bildungen sich so verhalten, hat erst H. de Vries nachgewiesen. Es ist kaum zu zweifeln, dass dies auch für zwangsdrehende Bambusen gilt.¹⁾

Man hätte die Vererbungsfähigkeit ja eigentlich voraussehen können, denn nicht selten vergesellschaften sich beiderlei Bildungen an dem nämlichen Individuum.²⁾ Bei beiden sehen wir Störung der normalen Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe, bei beiden Missverhältnisse in den gegenseitigen Grössen. Während bei den Zwangsdrehungen, d. h. bei den abnorm auftretenden spiraligen Blattstellungen mit spiraligen Gewebeverwachsungen, welche die Zwangsdrehungen

1) Abgesehen von den Erfolgen H. de Vries' in der Züchtung teratologischer Rassen, könnte für derartige Rassenbildung bei den Bambusen möglicherweise eine Notiz sprechen, welche ich in dem vor Kurzem erhaltenen Katalog der Spörry'schen Bambussammlung aus Japan von Herrn Prof. Dr. Schröter in Zürich finde: „34. Stück eines Kikkochiku („Schildkrötenbambus“). „Da die verschobenen Knoten und Internodien zusammen ein ähnliches Bild geben, wie die Felder auf der Schale der Schildkröte.“ „Soll in der Provinz Bingo häufig vorkommen.“ Der Autor war so liebenswürdig, dazu eine kleine Zeichnung zu machen, welche für gleichen Aufbau des Stückes spricht, wie ich ihn für das Stück des britischen Museums beschrieben habe (Ber. d. D. bot. Ges. 1896, Octhft.). Es wäre eine für tropische Gärten sehr dankbare Aufgabe, die möglicherweise viel häufiger, als man bis jetzt wusste, zu findenden teratologischen Bambus-Rassen zu züchten.

2) Meine drehende *Mentha sylvestris* zeigte an der Basis ihres ebenfalls gedrehten Rhizoms (das aus einem normalen hervorging) einen, wenn auch geringen Ansatz zu Fasciation. Der gedrehte Bambus zeigt an dem Uebergang vom Rhizom zum aufrechten Halm eine geringe, schief transversal gerichtete Abplattung, die vielleicht ebenso zu deuten ist.

bedingen, im Allgemeinen eine, wenn auch von der Regel abweichende bestimmte Ordnung herrscht, tritt bei der Fasciation vollkommene oder wenigstens annähernde Ordnungslosigkeit ein. Im Allgemeinen kann man sagen, dass im ersteren Fall die Blattanlagen verhältnissmässig zu klein ausgebildet wurden, als dass ihre sonst die Regel bildende Anordnung auf der im Uebrigen normalen Stammoberfläche eingehalten werden konnte. Im letzteren Falle dagegen ist die Ausgestaltung des Stammes selbst eine abnorme. Letzterer nimmt unverhältnissmässige Dimensionen an und verliert gleichzeitig seine sonst im Allgemeinen regelmässige, walzliche Form. Anstatt seitlicher Auszweigungen entstehen flächenhafte Bildungen von oft riesenhaften Dimensionen. Die sonstige Regel der Coordination und Subordination am Leibe eines individuellen Organismus erscheint gestört oder ganz aufgehoben, das Wachsthum wird einfach regellos.

Manche dieser Bildungen könnten vielleicht in gewissem Sinne als Rückschläge betrachtet werden. Es ist das natürlich nicht zu beweisen, immerhin liegt die Annahme nicht so ferne. Dass es je Vorfahren unserer höheren Pflanzen gegeben habe, die typisch Zwangsdrehungen oder Fasciation zeigten, ist nicht anzunehmen. Dafür sind diese Bildungen viel zu wenig geeignet, die Konkurrenz mit den anderen „geordneteren“ Formen auszuhalten. Dass dagegen die Anlage zu regellosem Wachsthum in allen Vorfahren unserer heutigen höheren Pflanzen lag, wie sie jetzt noch in ihnen liegt, daran dürfte kaum zu zweifeln sein. Alle Ausbildungen, wie wir sie typisch auftreten sehen, sind für die Erhaltung des Individuums und der Art unter ihren Vorkommensverhältnissen nothwendig oder wenigstens nützlich. Im Gegensatz hiezu konnten sich solche schädliche Bildungen, in denen eine gewaltige Energievergeudung ohne einzusehenden Zweck vorliegt, in denen häufig die einfachsten Lebensfunktionen wichtiger Theile gehemmt werden, sogar die Blüthen- und Fruchtbildung geschädigt sein kann¹⁾ nicht erhalten. Dennoch kann

1) Von Belegen hiefür möchte ich nur auf das gehemmte Längswachsthum des gedrehten Bambus hinweisen, welches einen solchen Halm hinter den normalen, die ihm den Lichtgenuss entziehen, zurückbleiben lässt; ferner auf die durchaus irrationelle Verdickung der Halmwand, die Häufung und unvortheilhafte Anordnung der Blätter, resp. Blattscheiden, welche den Hauptzweck derselben illusorisch macht etc. An der zwangsdrehenden *Mentha sylvestris* welkten die unteren Blätter (an dem aufgebauchten Stengeltheil, in welchem die Druckspannung in der Insertionsrichtung herrschte) sehr früh und vertrockneten, offenbar infolge der Quetschungen ihrer Basis. Die Blüthenbildung war dabei eine sehr dürftige.

man, meine ich, diese Individuen als Rückschläge betrachten in dem Sinne, dass ihnen, wie manchen niedrigen Lebensformen, keine bestimmte Gestaltungsregel innewohnt. Es wäre übrigens angezeigt, einmal die Kerntheilungserscheinungen dieser „gesetzlosen“ Formen mit denen normaler Individuen zu vergleichen, ob sich nicht auch hier Abweichungen auffinden liessen.

Die Blattstellung an dem gedrehten Stammstück bietet manche sehr beachtenswerte Verhältnisse. Zunächst ergibt ein Blick auf Fig. 18 *a* und *b* die Anordnung in drei schrägen Zeilen. Im grossen Ganzen ist sie dabei ziemlich regelmässig und ändert sich von unten nach oben in der Weise, dass nach einander annähernd die Divergenzen $\frac{19}{29}$ $\frac{17}{26}$ $\frac{15}{23}$ $\frac{13}{20}$. . . bis $\frac{7}{11}$ auftreten. Es war nun von Interesse zu verfolgen, ob die Schumann'schen Regeln¹⁾ für die Blattstellungen in gewundenen Zeilen auch in diesem abnormen Falle Geltung haben. Haben sie allgemeineren Werth und hängen sie wirklich mit dem Stellungsverhältniss irgendwie „mechanisch“ zusammen, so mussten sie auch hier zutreffen. Thatsächlich ist dies nun der Fall. Die Blätter haben scheidige Basis, die Einerzeile verläuft (auf dem kurzen Wege) den gewundenen Zeilen gleichsinnig, und die kathodische Hälfte der assymmetrischen Blätter ist die breitere, ob man die Knospe oder den Mittelpunkt des Insertionsstückes mit vollkommen geradem Längsbündelverlauf als der genetischen Mitte entsprechend betrachtet. Gleichwohl stimmt der letzte Punkt doch nur scheinbar mit Schumann's Regel, denn die Reihenfolge der Entwicklung ging ja in unserem Falle, wie der Augenschein beweist, in gewissem Sinne auf dem langen Wege vor sich. Indessen lege ich diesem geringen Widerspruche keine Bedeutung bei, sondern erkenne an, dass die Regeln auch für die abnorm auftretende dreizeilig gewundene Blattstellung der Gramineen, auch bei sich deckenden Blatträndern, stimmen.

Es ist aber noch ein anderer Punkt hier zu erörtern, welcher mit Schumann's theoretischen Vorstellungen nicht wohl in Einklang zu bringen ist. So lange rein aufsteigende Deckung der Blattinsertionen vorhanden ist, fügen sich die Verhältnisse vollkommen ein, sobald aber die Deckung wechselt, wie das im bei Weitem grössten Theile des Halmes der Fall ist, wo immer je das 2. und 3. Blatt einer Triade sich umgekehrt decken, ändert sich das. Hier lässt sich die Vorstellung über den Grund des Auftretens der Blattprimordien an ihrer bestimmten Stelle nicht mehr halten. Ich verweise zur Veran-

1) Schumann, „Morphol. Studien“. Heft 1, Leipzig 1892, p. 5, 58. ff.

schaulichung auf Fig. 14 Taf. II, welche eine typische Triade von Insertionen (Blatt 20, 21, 22 und 23, letzteres das erste Blatt der nächsten Triade) schematisch darstellt. Die genetische Mitte des Blattes 21, also sein Primord, muss sich entsprechend der Theorie an dem tiefsten freien Punkte der Scheiteloberfläche, in dem Winkel, welchen das anodische Ende von Blatt 20 bildet, erhoben haben. Nunmehr aber wird der Verlauf ein anderer und die Entwicklungsfolge kann offenbar nur folgende gewesen sein: Zunächst entwickelte sich die kathodische Hälfte von Blatt 21, der anodischen weit voraus-eilend, dann erhob sich, ihr superponirt, das Primord von Blatt 22 zu einer Zeit, wo die anodische Hälfte von Blatt 21 noch nicht vorhanden war, wo somit die grösste Lücke nicht am Orte von Primord 22, sondern zwischen Primord 21 und dem kathodischen Ende von Blatt 21 sich befand. Nunmehr entstand die kathodische Hälfte von Blatt 22 und auf sie folgte die ihr superponirte anodische Hälfte von Blatt 21. Für Blatt 23 trifft wieder das Hofmeister-Schumann'sche Schema zu. Nur so und nicht anders möchte man sich den Entwicklungsgang vorstellen, wenn man nicht nachträgliche Interkalirung annehmen will, was sehr gesucht wäre und dem Entwicklungsgang bei den normalen Bambusen widerspricht. Interkalirung von Blättern widerspricht übrigens dem Princip des „Anschlusses“ vollkommen. Dagegen hat offenbar, wie schon ausgeführt, bei der Entstehung der vorliegenden Ordnung die Zeit, resp. das Intervall zwischen der Anlage der kathodischen und anodischen Hälften eine Rolle gespielt.

Die Blatt- resp. Insertionsbreite und -Höhe eines oder mehrerer bestimmter Blätter wird bedingt von uns mechanisch unbekannten Elementen. Sie selbst beeinflusst wieder, zunächst rein und grob mechanisch nach dem Grundsatz der Undurchdringlichkeit der Körper selbstverständlicher Weise auch die Stellung benachbarter Glieder. Wo ein Glied sich bereits befindet, kann ein zweites nicht sein, und wenn der Platz ausgenützt werden muss, was in den jugendlichen Organen der Fall zu sein pflegt, so werden die Glieder dicht gedrängt zur Entstehung kommen. Ob irgend eine sonstige unbekannte (vielleicht vererbhbare) Ursache das Entstehen eines neuen Gliedes an einer bestimmten Stelle, in einem bestimmten räumlichen Verhältniss zu bereits vorhergegangenen Gliedern beeinflusst, oder ob dies nicht der Fall ist, so dass nur die akropetale Entwicklungsfolge nach Maassgabe des Alters des betreffenden Scheiteltheiles ausser den bereits vorhandenen Gliedern maassgebend ist, so werden in dem erwähnten

Falle doch die Bilder ganz gleich sein, und aus diesen Bildern ist überhaupt kein bestimmter Schluss möglich. Es kann sein, dass bei engem Anschluss der Primordien die Insertionsgestalt und -Grösse allein die Folge bestimmt; es kann aber ebensogut sein, dass ein anderer Grund dafür vorhanden ist. Es könnte übrigens und wird wohl in einem Falle so, im anderen anders sein. Jedenfalls genügen die gegebenen charakteristischen Eigenthümlichkeiten, wie Hofmeister und Schumann sie als mechanisch bedingend für gewisse Anordnungen ansehen, nicht, wie aus dem Verhalten meines gedrehten Bambus hervorgeht. Die gleiche Anordnung der Primordien wurde ja hier beibehalten, trotz der Veränderung gewisser als maassgebend betrachteter Verhältnisse. Dass hier ein sogenannter teratologischer Fall vorliegt, nimmt demselben nicht seine Beweiskraft, denn mechanische Verhältnisse müssen bei Missbildungen ebenso gut zur Wirkung kommen als bei normaler Gestaltung. Immerhin ist es von Interesse, dass die Schumann'schen Regeln für die Blattstellungen in gewundenen Zeilen auch in diesem aussergewöhnlichen Falle mit gewissen Einschränkungen ihre Giltigkeit bewährt haben: Es ist ein Beweis dafür, dass sie einen gewissen allgemeineren Werth besitzen.

Von morphologischem Interesse sind die Beziehungen zwischen der Blattstellung in drei Zeilen zu den zweiknospigen Blättern an den oben und unten anschliessenden Theilen des gedrehten Halmes. Es liegt hier nahe, anzunehmen, dass letztere aus der Vereinigung der Primordien zweier benachbarter, schmalerer Blätter entstanden sind.

Von den beiden untersten Knoten fehlt leider zu viel, um mehr als Vermuthungen über Insertions- und Knospenverhältnisse zu äussern. Letztere gehen dahin, dass Blatt II zweiknospig und Blatt I einknospig waren, wie Fig. 18b Taf. III andeutet. In jedem Falle geht die Störung der zweizeiligen Anlage weit zurück und war wohl schon wie bei der erwähnten *Mentha sylvestris* in den untersten Internodien der einstigen Knospe vorhanden. Die auffallende Näherung der zwei Knospen der Insertion 55 ist wohl einfach mechanisch zu erklären. Der Halm ist an dieser Stelle etwas eingezogen, die Insertion durch die sich ansetzende Insertion 54 etwas abwärts gezogen. Die Halmwand resp. die Insertion 55 war hier offenbar in ihrem tangentialen Wachstumsbestreben gehemmt.

Um zu erfahren, ob nicht die Knospen des gedrehten Halmes auch Abnormitäten zeigen, untersuchte ich eine Anzahl derselben, namentlich die Innovationsknospen, welche zwar ziemlich vertrocknet, aber in ihren älteren lederig ausgebildeten Schuppen fast alle noch vollständig

vorhanden waren. Dieselben verhielten sich indessen sämtlich ganz normal.

Unter den Verzweigungsknospen dagegen fand sich eine (die Achselknospe von Blatt 42 der Spirale), welche abnorme Verhältnisse zeigte. Das genau median adossirte Vorblatt war minimal, eine ganz kurze aufrechte Schuppe von 2 mm Länge, und umfasste bei 7 mm breiter Insertion nur etwas über $\frac{1}{6}$ des Knospenumfanges. Dann folgte eine median vorn stehende Schuppe von normaler Bildung, welche die freien $\frac{5}{6}$ des Umfangs einnahm. Blatt 3 hatte ziemlich normale Stellung, scheinbar rechts hinten, und umfasste $\frac{2}{3}$ des Umfangs, Blatt 4 dagegen sass wieder median vorn und nahm nur $\frac{1}{4}$ desselben ein. Dann erst begann mit Blatt 5 (rechts) die normale Stellung, welche nunmehr andauerte. Das Auffallendste der Störung ist wesentlich die Reduction des Vorblattes und seine, fast möchte man sagen, Opposition zum 2. Blatt. Die Achselknospe von Blatt 2 steht an ihrer gewöhnlichen Stelle und Blatt 3 und 4 gehören wohl zusammen und sind eigentlich zwei Stücke des Blattes 3, welches dann seine normale Stellung inne hat und nur unterhalb seiner Achselknospe eine Unterbrechung in der Entwicklung erlitt. Die scheinbar deckblattlose Knospe ist eben nichts anderes als die Achselknospe von Blatt 3. Unter den Innovationsknospen an einem normalen jugendlichen Sympodialspross von *Bambusa vulgaris* fand sich eine, welche ebenfalls gestörte Blattstellung zeigte. Die 4 cm breite und 3,9 cm hohe Knospe erhob sich nicht über die allgemeine Oberfläche ihres Internodiums. Das Vorblatt war normal gestaltet und rückenständig und umgriff fast die ganze Knospe bis auf einen minimalen Rest in der vorderen Mediane. Darauf folgten sieben scheinbar ungeordnete Schuppen, auf welche erst die normal gestalteten, umfassenden und abwechselnd umgekehrt etwas übergreifenden Blattorgane folgten. Die sieben ungeordneten Schuppen liessen sich aber hypothetisch auf drei normale Blattanlagen zurückführen, von denen eben jedes in 2—3 besondere kleine Schuppen zerfallen wäre. Es scheint danach, dass die Verhältnisse in den Knospen von *Bambusa* zu Variationen disponiren, indessen lässt sich daraus nichts weiter entnehmen, denn auf die unregelmässigen Bildungen folgten im letzteren Falle normale und normal inserirte Blätter.

Einer kurzen Betrachtung bedürfen noch die Streckungsverhältnisse des gedrehten Halmes. Vor allem drängt sich die Frage auf, warum haben sich bestimmte Stücke gestreckt und andere nicht? Im normalen Bambushalm strecken sich nur die Felder zwischen den

einzelnen Blättern, dagegen diejenigen zwischen den übergreifenden Blattenden nicht, oder nur ausnahmsweise an beschränkten Stellen ganz wenig, wie sich an einzelnen starken Halmen des Frankfurter Palmengartens beobachten liess. In unserem abnormen Falle aber ist solche Streckung die Regel. Im untersten Halmstücke ist sie gering und nimmt nach oben zu. Oben rücken die Blattenden weit aus einander und dafür bleiben die Felder zwischen den deckenden Stücken der aufeinanderfolgenden Blätter ungestreckt. Auch hier kommen übrigens, wie beim normalen *Bambus* locale kleine Streckungen vor. Die Streckung hängt aller Wahrscheinlichkeit nach an der Art der Verwachsung der Blätter unter einander, resp. der Diaphragmabildung, welche damit untrennbar verknüpft ist. Diese tritt bei dem normalen *Bambus* relativ früh schon, vor dem Beginne der Streckung ein. Damit ist entschieden, welche Halmstücke sich strecken können und welche nicht. Die Verwachsung schliesst sich vollkommen deutlich an die Entwicklungsfolge der Insertionshälften an, wie sie bereits geschildert wurde. Damit hat diese letztere also auch bereits über die zukünftige Streckung der blattfreien Interstitien entschieden. Dass die Verwachsung nicht eine morphologisch festgelegte ist, beweist gerade die wechselnde Folge bei dem gedrehten Exemplar, wo normale und abnorme Insertionen sich finden und wo ohne Ausnahme die Verwachsung nach der Entwicklungsfolge verläuft.

Wenn man die merkwürdige Umkehr der Blattdeckung beim normalen *Bambus*,¹⁾ beziehungsweise bei den Gräsern überhaupt betrachtet, mit dem für mechanische Verstärkung so wichtigen breiten Uebergreifen der kathodischen und anodischen Insertionsenden²⁾ und dabei an die Möglichkeit erleichterter Verwachsung der Enden verschiedener Blätter bei anderer als dieser Deckungsfolge denkt, so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, dass sie möglicherweise für die Pflanze schädliche Verwachsungen der Blätter unter einander zu verhüten habe. Betrachtet man nämlich das normale Blattstellungsdiagramm der Gramineen, so ergibt sich folgendes: Die kathodischen, wie die anodischen Enden aufeinanderfolgender Blätter sind in den Partien, welche normal zu verwachsen pflegen, von einander getrennt durch der Blattmedianen näher gelegene Insertionsstücke, welche normal nicht zu verwachsen pflegen. Vergleicht man damit das Schema

1) Vgl. Taf. II. Fig. 14b.

2) Die normale mittlere Insertionsbreite der Halmblätter von *Bambusa vulgaris* Wendl. und anderer Arten beträgt etwas über $\frac{3}{2}$ des jeweiligen Umfanges. Bei unserem gedrehten Exemplar $\frac{21}{20}$.

zweizeiliger Blattstellung mit fortlaufend homodromer Deckung und gleichweitem Uebergreifen der Insertionsenden, so fallen letztere sehr nahe zusammen, resp. decken sich noch ein wenig, so dass hier unter Umständen leicht Verwachsung eintreten könnte.

Dass die rasenbildenden Gramineen ihre Blattstellung um solcher Gründe willen nicht zu ändern brauchten, war vielleicht biologisch wichtig, denn die Zweizeiligkeit erlaubt ohne Schädigung eine viel geschlossenere Rasenbildung als andere Blattstellungen. Die dreizeiligen Cyperaceen und Juncaceen bilden in der Regel keine so ausgedehnten Rasen mit dicht, geradezu parallelgestellten beblätterten Halmen, wie die Gramineen, sondern mehr, wenn auch zum Theil grössere Einzelrasen mit weniger Halmen, welche überdies mehr auseinanderfahren. Die Zweizeiligkeit erleichtert auch, wie man sich leicht überzeugen kann, nicht selten die geotropische Function der Knoten.

Ich will damit selbstverständlich nur auf die Möglichkeit hinweisen, dass solch ein biologischer Zweck vorliegen könnte, eine weitere Begründung zu bringen, bin ich nicht in der Lage. Immerhin befriedigt der Gedanke mein Causalitätsbedürfniss einstweilen mehr, als irgend eine anschlussmechanische Erklärung. Auch den Schumann'schen Regeln dürften wohl irgendwelche sonstige biologische Gründe unterliegen, indessen möchte ich darüber keine Muthmassungen aussprechen.

X.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

A. Mechanisches.

1. Specielles.

Der gedrehte Bambushalm zeigt alle Erscheinungen, welche theoretisch bei dem Vorgang der sog. Braun'schen Zwangsdrehung auftreten müssen, in durchaus typischer Weise. Abgesehen von den, der mechanischen Analyse bis heute unzugänglichen morphologischen Bildungen, findet sich keine wesentliche Abweichung vom Normalen, deren Entstehung nicht durch die Annahme der Braun'schen Zwangsdrehung mechanisch verständlich wäre, oder dem sonstigen Untersuchungsergebnisse widerspräche. Ganz besonders gilt dies für die regelmässiger entwickelte untere Halmhälfte.

Die zunehmende Schiefstellung (Drehung) der Fasern steht nahezu in directem Verhältnisse zu der Breitezunahme des Internodialfeldes, also dem internodialen Längenwachsthum. Die Abweichungen erklären sich aus lokalen Verhältnissen resp. durch gewisse Druck- und

Zugspannungen. Die bis zur Halmmitte wachsende Aufbauchung, welche die untere Hälfte zu einem umgekehrten Kegelstumpf gestaltete, hat zwei Ursachen: die mit der regelmässigen Verbreiterung des Internodialfeldes bei nahezu gleichbleibendem Kreuzungswinkel zwischen Blattspirale und Wandfaser verbundene geometrische, und die durch Zugspannung der Wand in der Richtung der Blattspirale entstandene Dehnungs-Aufbauchung. Letztere war die Folge starker longitudinaler Druckspannung, welche aus der Hemmung des internodialen Längenwachstums durch das mechanisch sehr widerstandsfähige Diaphragma resultirte. Die ohnehin schon convex nach Aussen gebogenen Fasern übten mit weiterer Auswärtsbiegung schief tangentialen Zug auf einander aus, welchem das Gewebe nachgab.

Die auffallend starke Aufbauchung der unteren Internodialfeldzone hängt mit ihrer zuletzt, bei höchst gesteigerter Druck- resp. Zugspannung erfolgten Entstehung aus dem basal interkalirten spiraligen Vegetations-„Punkt“ richtiger „Zone“ zusammen. Das Diaphragma stand während dieser Vorgänge unter longitudinaler resp. tangentialer und radialer Zugspannung.

Die vollständige radiale Durchreissung des Diaphragmas kam erst kurz vor Abschluss des internodialen Längenwachstums zu Stande. Ohne das hätten bei der verhältnissmässigen Schwäche der Nodalzone der Halmwand bei weiterem Fortgang die Fasern trennende Einrisse entstehen müssen. Damit stimmt der Bruchcharakter der Gewebetrennungen in der äusseren Diaphragmazone, deren Gewebe bereits fertig ausgebildet war.

Die abgewickelt gedachte Internodialfeldoberfläche des unteren Halmtheils stellt im Allgemeinen ein nahezu geradrandiges, ebenes, „geodätisches“ Band einer Kegeloberfläche dar. Es entspricht diese Gestalt des Internodialfeldes, das aufgewickelt einen Kegelmantel ergibt, einem mittleren Ausgleich der longitudinalen und tangentialen Spannungen. Dieses Gleichgewicht der Spannungen und damit die Regelmässigkeit der Gestalt im unteren Halmtheil konnte nur erzielt werden bei grosser Gleichmässigkeit sowohl der Wand- resp. Knoten- und Diaphragmaausbildung, also der zu überwindenden Widerstände, als auch der Zunahme der Wachstumsintensität in den aufeinanderfolgenden Abschnitten des Internodialfeldes. Letztere entspricht der Zunahme des Internodialwachstums beim normalen hochwüchsigen Bambushalm.

Dass der starke und gleichmässige longitudinale Zugwiderstand

des Diaphragmas neben der Gleichmässigkeit der Wachstumszunahme ganz besonders an der Erhaltung des Kreuzungswinkels zwischen Faser und Insertionsspirale und damit an der regelmässigen Aufbauchung betheiligt sein muss, geht daraus hervor, dass local Winkelveränderungen (Verkleinerungen) sich finden.

2. Allgemeines.

Der Vorgang der Zwangsdrehung, wie ihn der gedrehte Bambushalm darbietet, fällt unter das allgemeinere Problem des Wachstums eines, aus spiralig angeordneten materiellen Punkten aufgebauten hohlcylindrischen resp. cylindrischen, eventuell kegel- oder hohlkegelförmigen Systems. Der Vorgang verläuft hier nur makroskopisch in ansehnlichen Gewebekörpern. Die allgemeinen mechanischen Vorgänge und ihre geometrischen Bedingungen, welche wir in den betreffenden Erörterungen auseinandergesetzt haben, müssen für alle Formen der Braun'schen Zwangsdrehung gültig sein, wenn man sich in der Zusammenfassung des hierher gehörigen an die (durch mich erweiterte) Braun-de Vries'sche Begrenzung hält. Die mechanischen und physiologischen Gründe speciellen Verhaltens der einzelnen Pflanzenformen sind freilich jedesmal besonders zu untersuchen.

Durch Herstellung einer weniger nachgiebigen oder unnachgiebigen Zone auf der Oberfläche sich längsstreckender Sprosse kann man künstliche Zwangsdrehung erzeugen. Geeignete hohlcylindrische Stengel bilden dabei unter besonders verstärktem longitudinalem Druck deutliche Aufbauchungen und correlative Wandverdickungen aus.

B. Physiologisches und Morphologisches.

Die Wachstumsintensität der verschiedenen Abschnitte des Internodialfeldes des unteren Stückes des gedrehten Bambushalmes entspricht der Wachstumsintensität entsprechender aufeinanderfolgender Internodien normaler hochwüchsiger Bambushalme, wenn man die Annahme macht, dass die nicht berechenbaren Widerstände im gedrehten Halm in arithmetischer Reihe von unten nach oben abnehmen. Die Internodialfeldbreite nimmt nämlich von unten nach oben gleichmässig in arithmetischem Verhältnisse zu, genau ebenso, wie die Internodienlänge der unteren Theile normaler hochwüchsiger Bambusen, nur um Vieles langsamer.

Die von de Vries ausgesprochene Vermuthung, dass die Grösse der Wachstumsintensität des Internodialfeldes ihrer Grösse bei den normalen Internodien entspreche, hat sich also für einen bestimmten

Fall bestätigen lassen und dürfte weitere relative Giltigkeit besitzen.

Die Hemmung des Längenwachstums hatte ziemlich ansehnliches correlatives Dickenwachstum der Wand zur Folge, wie es auch von Pfeffer angegeben wird und wie ich selbst es experimentell an anderen Arten hervorrufen konnte.

Die Blattstellung bietet sehr interessante Verhältnisse, welche für Gramineen bisher nicht beobachtet waren:

Denkt man sich den Halm zurückgedreht, so dass die Fasern gerade verlaufen, so ordnen sich die Blätter in annähernd $\frac{2}{3}$ -Stellung in drei etwas gewundenen Zeilen an, ebenso lassen die scheinbar ganz unregelmässig gestellten Knospen deutlich eine entsprechende Ordnung in drei Reihen erkennen. Nachdem die Blatinsertionen alle nahezu gleichlang sind und sich regelmässig decken, ist kein Zweifel, dass diese Stellung die ursprüngliche vor der Streckung resp. Drehung war und dass nur die letztere die scheinbare Ordnungslosigkeit hervorgebracht hat. Die Blätter und Knospen des zurückgedrehten Halmes schliessen sich an die der ungedrehten Halmstücke ordnungsmässig an.

Figurenerklärung.

Tafel VII.

Fig. 1 *a* und *b*. Der ganze Halm nach Photographie in fast $\frac{1}{9}$ nat. Gr. von der (morph.) Rückseite gesehen, d. h. die Hiebfläche des Rhizoms dem Beschauer zugekehrt. Zeigt den Beginn der Spirale mit Blatt 1 bei *S* (links oberhalb der Hiebfläche). *Ik**n* bedeutet Innovationsknospe. Man sieht die median hintere Reihe. Von der Knospe des Knotens IV des Rhizoms ist nur noch die Grube sichtbar, in welcher sie sass. Dicht bei der Knospe von Blatt 5 der Spirale beginnt die Streckung. *kn* bedeutet Verzweigungsknospen. Nur wenige sind sichtbar. Die daneben gesetzten Höhenzahlen entsprechen den gleichen Zahlen der Reihe *A* der Tabelle I. Vgl. Text pag. 257.

Fig. 2. Linksseitige Halmbasis mit Rhizom in ca. $\frac{1}{3}$ nat. Gr. Das Bild entspricht der rechten Hälfte des Aufrisses Fig. 18 *b* auf Tafel III. Man sieht die links vordere Innovationsknospenreihe des I. und III. Knotens und des 1. und 4. Blattes der Spirale. Die Zahlen I—IV zeigen die vier Knoten (Blatinsertionslinien) des Rhizoms an, die auf der Photographie z. Th. nicht deutlich hervortreten. Das extraspirale Blatt (6 *a*) ist von einem Riss durchsetzt, darüber das Knie des durch Zug gekrümmten nächsten Insertionsumganges.

Zwischen den Insertionslinien sind überall die Reste der abgeschnittenen Adventivwurzeln sichtbar, welche höher hinauf nicht ausgebildet sind und nur eine Reihe kleiner Höckerchen dicht oberhalb der Insertionen darstellen.

Fig. 2a. Skizze des oberen Endes des gedrehten Halmstückes (vordere Halmseite). Die zwei genäherten Achselknospen (*Kn*) von Blatt 55 sichtbar. Von links unten bei *i* nach rechts oben zieht sich die S-förmige Insertion von Bl. 54, welches oben mit 55 verwachsen ist. Sie ist durchsetzt von dem klaffenden Riss *rrr*. Die Rissenden der Insertion sind um 1 cm in der Faserrichtung auseinandergeschoben. Das angrenzende Insertionsstück *cd* ist auf 22 mm Länge auseinandergezerrt, während es normal nur 13 mm, wie der Zwischenraum *ab* zwischen den entsprechenden Fasern (etwas weiter unten) messen sollte.

Fig. 3. Blick in die Halmhöhle der beiden Abschnitte, um das spirale Diaphragma mit seinen radialen Einrissen zu zeigen. N. Photogr.

Fig. 4. Längs der Faser aufgeschnittener und flach gelegter Fliesspapiermantel des unteren Halmstückes. Die queren punktierten Linien sind die Umgänge der Blattspirale; damit kreuzen sich unter schiefem Winkel die Umfangslinien in je 10 cm Abstand (entspr. Tab. I Reihe A). Die 3 Schnittlinien, welche senkrecht zu den letzteren verlaufen, entsprechen der vorderen Mittellinie des Halmes. Die Ränder der unteren Schnittlinie klaffen ein wenig. (Die Umfangslinien von je 10 cm Abstand waren nur annähernd genau gezogen). N. Photogr.

Fig. 5. Seitenansicht eines kurz vor der Streckung stehenden normalen jungen Sprosses von *Bambusa vulgaris*, von dem die obersten dargestellten Internodien in Fig. 17 (Taf. III) in natürlicher Grösse widergegeben sind (ca. $\frac{1}{3}$ der nat. Gr.). Blätter und Scheiden sind entfernt. In seinem fertig ausgebildeten (verholzten) untern Theil trägt er 4 Innovationsknospen. Die Internodien sind dicht mit den kleinen Höckerchen der Adventivwurzeln besetzt. N. Photogr.

Fig. 6. Oberes Stück des in Streckung begriffenen normalen Sprosses (von *Bamb. vulg.*) der Tab. III Nr. 2. Die Blätter und Scheiden der Internodien 10—17 sind entfernt. Das Stück *ab* ist der Scheidenrest von Blatt 18. Bei *b* beginnt die zusammengerollte kurze Spreite, von der das obere Stück fehlt (fast $\frac{1}{4}$ nat. Gr.).

Fig. 7. Künstlich gedrehter Spargelspross. Der mit Collodium angeklebte Faden oben abgelöst. Die Nadeln wurden erst nach dem Abschneiden behufs Photographirens eingesteckt, um die Grösse der Drehung zu zeigen. Sie bezeichnen eine vor der Streckung durch (wenig deutliche) Tuschpunkte markirte, ursprünglich gerade Längslinie. Gesamte Drehung $58\frac{1}{2}^{\circ}$. Nat. Gr. N. Photogr.

Tafel VIII.

Fig. 8. Schematische Figur zur Erläuterung der Ausführungen in Abschn. I. sowie einiger nothwendiger Bezeichnungen. *a f k i* ist ein Cylindermantel (entspr. einem Abschnitte des gedrehten Halmes). Die rechtsläufige Spirale *a b c d* stellt eine Faser dar, die hiezu normale linksläufige Spirale *f b g h o i* die Blattinsertion. Das Stück *b g h c* gibt die Entfernung an, welche „je 2 sich entsprechende Punkte der nämlichen Faser (z. B. *b* und *c* oder *r* und *s*) in aufeinanderfolgenden Internodialfeldumgängen trennt“. Sie entspricht dem Umfang, welchen der Halm in ungedrehtem Zustande ausschliesslich durch zur Faserrichtung normal gerichtetes (tangenciales oder radiales) Wachsthum erreicht hätte, der wirkliche Umfang des Halmes (Cylinders), z. B. *fa* oder *qp*, ist davon zu unterscheiden. Der Cylindermantel wird durch die Umgänge jeder Spirale in ein Band zerlegt. *f g h i* ist ein Stück eines solchen Bandes, welches durch die Umgänge der Blattspirale gebildet wird. Es entspricht dem „Internodialband“ oder „Internodialfeld“ des Halmes. Das Stück der Mantellinie *mo* gibt die Internodialfeldbreite in der Längs-

richtung des Halmes, das Stück bc der Faserspirale die wirkliche Breite des Feldes normal zur Internodialfeldlänge an. Winkel α ist der Steigungswinkel der Blattspirale, Winkel β der Steigungswinkel der Faser. Winkel δ (resp. seinen Scheitelwinkel, welche beide offen sind gegen Halmbasis und Spitze) nenne ich den „Kreuzungswinkel“ von Faser und Insertion.

Fig. 9. In die Ebene abgewickelter, der Länge nach aufgeschnittener Cylindermantel mit den als parallele Linien erscheinenden Umgängen einer Spirale (Blattspirale). S. Text p. 293, Anmerk.

Fig. 10. Zum Beweis auf Seite 299.

Fig. 11. Ungespanntes Modell. Vgl. Text S. 311 ff. (ca. $\frac{1}{8}$ d. nat. Gr.)

Fig. 12. Gleiches Modell, gespannt. Das Bild entspricht nicht ganz der im Text (p. 312) gegebenen Schilderung, indem die Stäbe bei dieser photographischen Aufnahme nach oben etwas aus einander gerückt waren.

Fig. 13. Gleiches Modell, gespannt, mit Gummidiaphragma, um die Spannungen des letzteren zu zeigen (ca. $\frac{1}{6}$ d. nat. Gr.). Das Diaphragma ist mit zwei rechtwinkligen Liniensystemen von je 1 cm Abstand, also mit qcm bedeckt, um die Verzerrungen bei der Spannung deutlich hervortreten zu lassen. Es reicht in ungespanntem Zustande nicht bis zur Mitte. Der innere Rand seiner Umgänge lässt einen cylindrischen Raum von 2 cm Durchmesser frei. Dies wurde mit Absicht so eingerichtet, um zu leichtes Einreissen zu verhüten. Die 5 weissen Radiallinien entsprechen den Befestigungspunkten an den 5 Stäben. Sie behalten beim Spannen ihre gerade Gestalt, aber ändern ihre Richtung, nur die oberste wird natürlich, wie die obersten Quadrate, ganz unregelmässig verzerrt. N. Photogr.

Fig. 14. Diagramme der Blattstellung. a einer Triade des gedrehten Halmes (Blätter 20—22 und Blatt 23) und b zweier Blätter des normalen Bambus. Die verwachsenen Insertionsenden sind durch Strichelung verbunden. Die Pfeile deuten die Steigungsrichtung der Blätter an. In a gleichzeitig die Verwachsungsrichtung (auf dem „langen Wege“).

Tafel XI.

Fig. 15. Ein Stück Halmwandoberfläche (zw. cm 110 u. 120) in nat. Gr., um das ungleiche Wachsthum der Wand (senkrecht zur Faser) in den verschiedenen Internodialfeldzonen zu zeigen. Die Zahlen geben die Breiten an in der Richtung der punktierten Linien. Inmitten geht die Insertion, gekennzeichnet durch die Scheidereste von Blatt 27 (b_1 , nahe seiner Mitte) und von Blatt 28 (b_2 , das kathodische Ende) durch. Die Linie k unterhalb der Insertionen bedeutet ein Stück der feinen Grenzkante der Internodialfeldumgänge. Die Internodialfeldbreiten wurden nach dieser Grenzkante gemessen. Das „Faserbreitenwachsthum“ ist local etwas ungleich, an dieser Stelle besonders stark gewesen.

Fig. 16. Der Faser nach geführter Radialschnitt durch die Nodalzone der Wand und durch die Diaphragmaplatte. Der innere freie Rand letzterer ist abgebrochen (nat. Gr.). Die Punkte und Linien entsprechen auf dem Querschnitt oder Längsschnitt getroffenen Fibrovasalsträngen.

Fig. 17. Obere Internodien des ungestreckten normalen Sprosses (Fig. 5) senkrecht zur medianen Längsschnittfläche gesehen, um die Entstehung des Diaphragmas und der Internodialhöhle zu zeigen (nat. Gr.). Der eigentliche Scheitel ist abgebrochen, infolge dessen ist der oberste Scheidenrand rr stehen geblieben. d Diaphragma, w Wand, beide Theile bereits ganz von Fibrovasalbündeln durch-

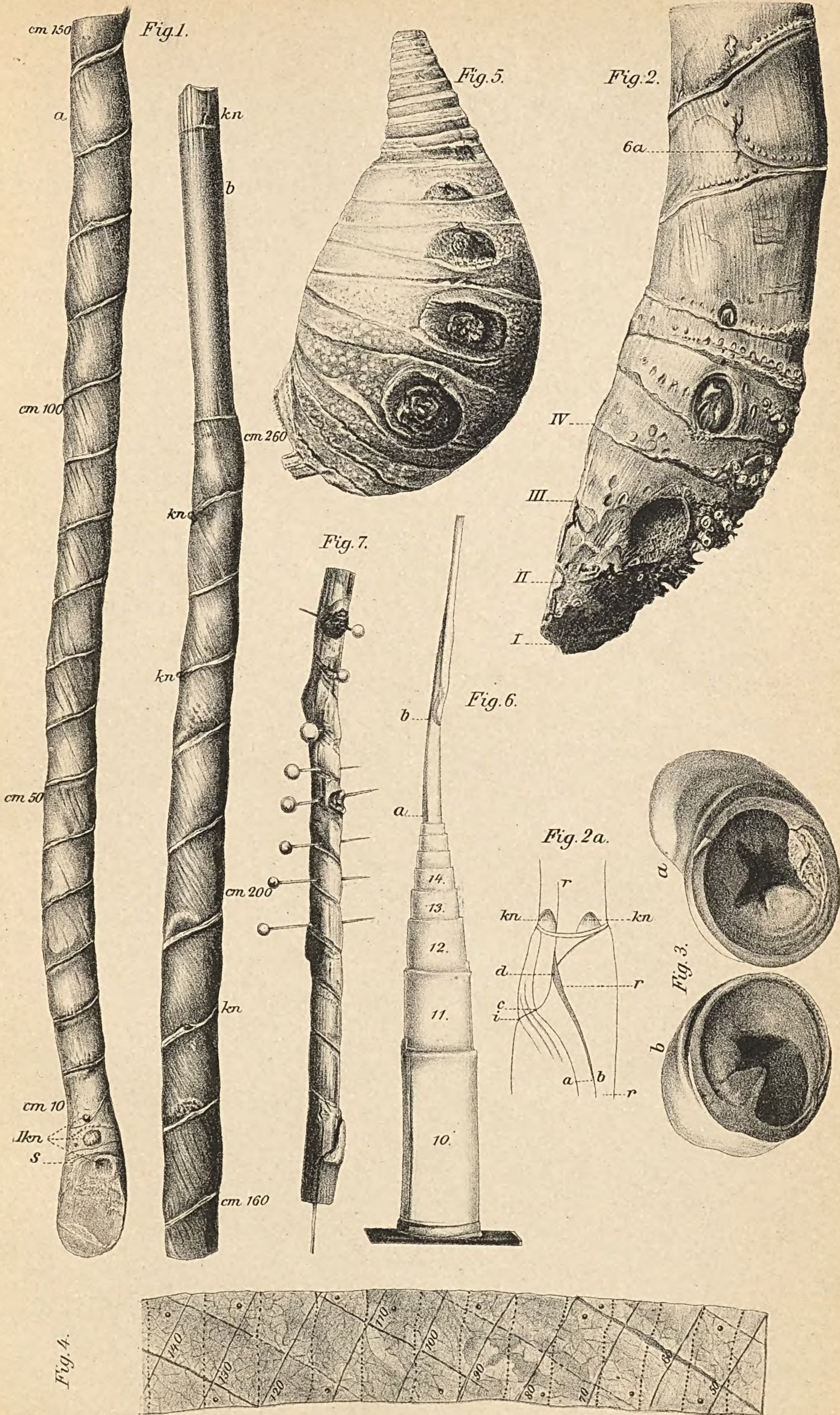
zogen, *p* Parenchym, *h* Internodialhöhlen. Letztere vergrössern sich unter allmählichem Schwinden des Parenchyms, so dass nur mehr die dünnen Platten und die Wand übrig bleiben.

Fig. 18. Aufriss der Blattstellung an dem gedrehten Halme nach constructiver Geradrichtung der Fasern. Die Halmoberfläche als Cylindermantel, längs aufgeschnitten und flach abgewickelt gedacht. *a* die oberste, *b* die unterste Partie der Halmoberfläche wiedergebend.

Fig. 19. Schematische Darstellung der Wachstumsgrösse der aufeinanderfolgenden Internodien des normalen Halmes Nr. 3 der Tabelle III von *B. vulgaris* (in $\frac{1}{20}$ d. nat. Gr.). Die horizontalen Zahlen geben die Umfangsgrössen, die senkrechten die Längen der betreffenden Internodien an. Würde man die Mittelpunkte der oberen Seiten der Rechtecke durch Linien verbinden, so würden diese bis zum 7. Rechteck nahezu eine Gerade bilden. Die oberen Seiten der drei Rechtecke von 7—9 fallen ebenfalls nahezu in eine Gerade. Von da an wird das langsam abnehmende Wachstum etwas unregelmässiger. Vgl. den Text p. 284.

Fig. 20. Schematische Darstellung der mechanischen Vorgänge beim Uebergang von ungestreckten zu sich streckenden Internodien. Vgl. den Text p. 307 ff.





BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

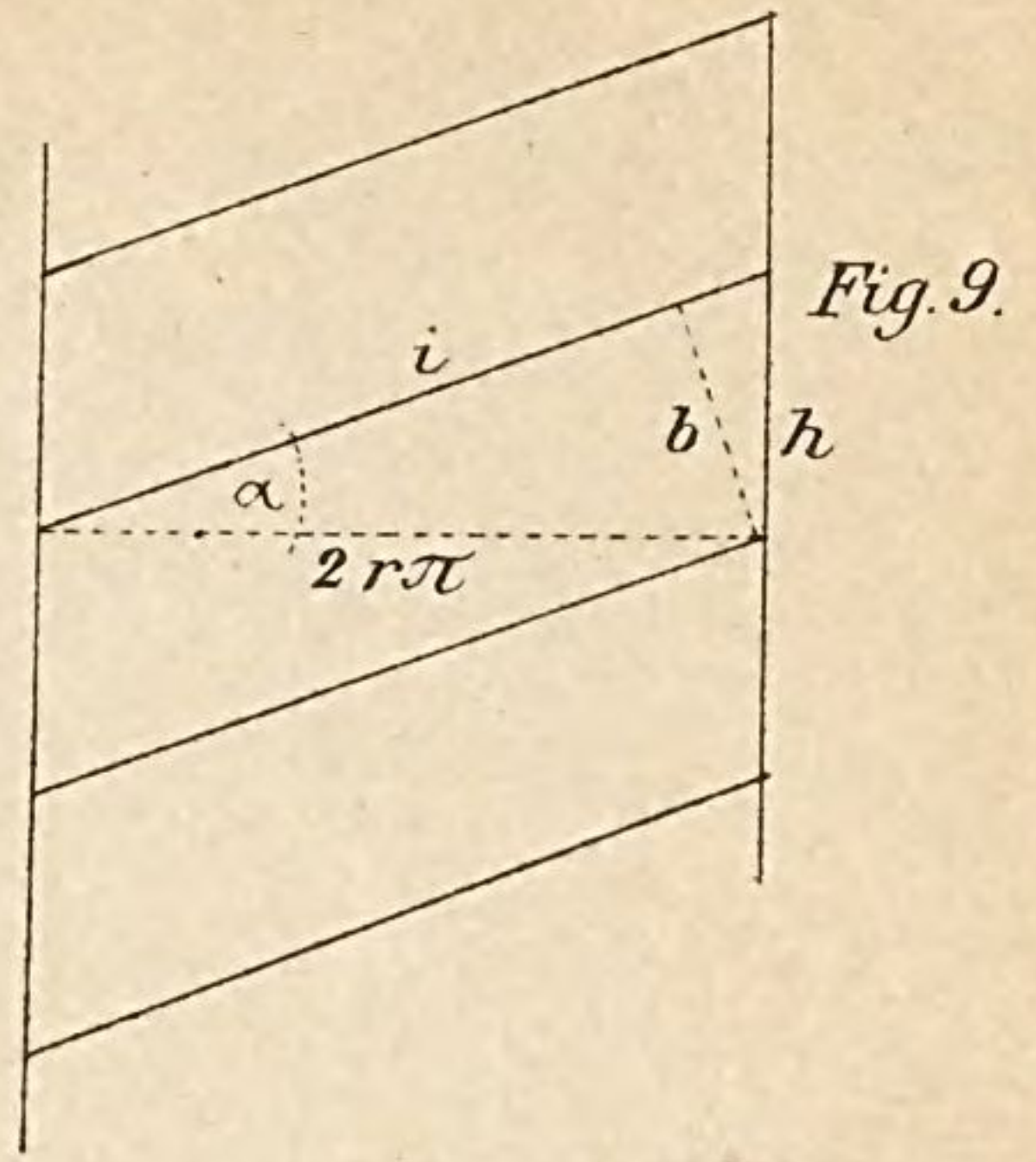
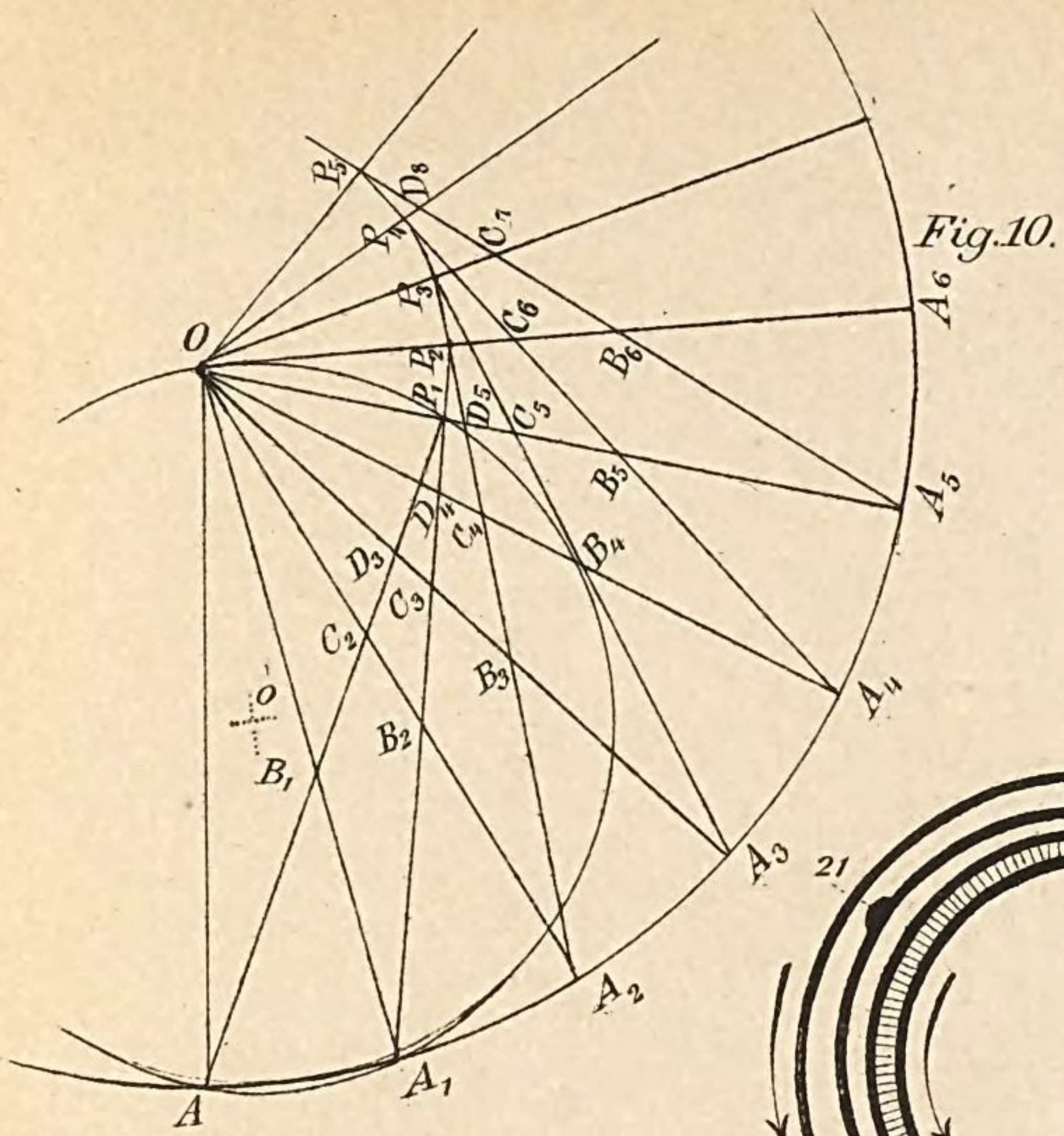


Fig. 11.

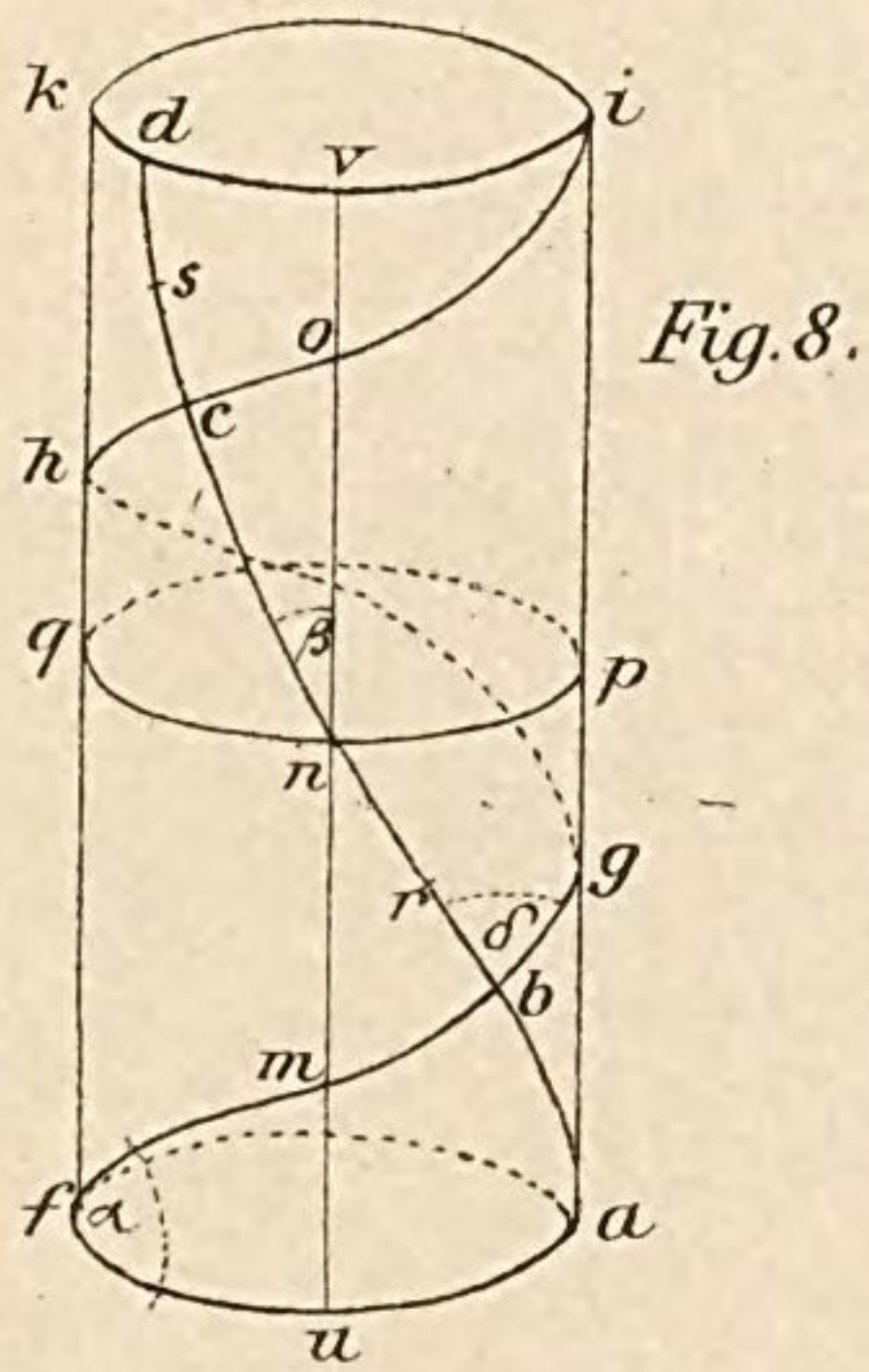
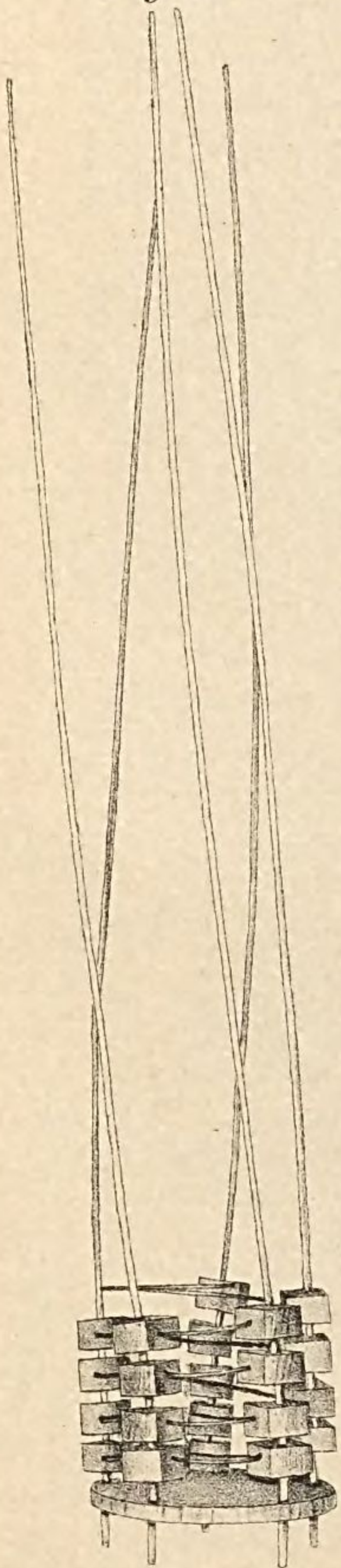


Fig. 14.

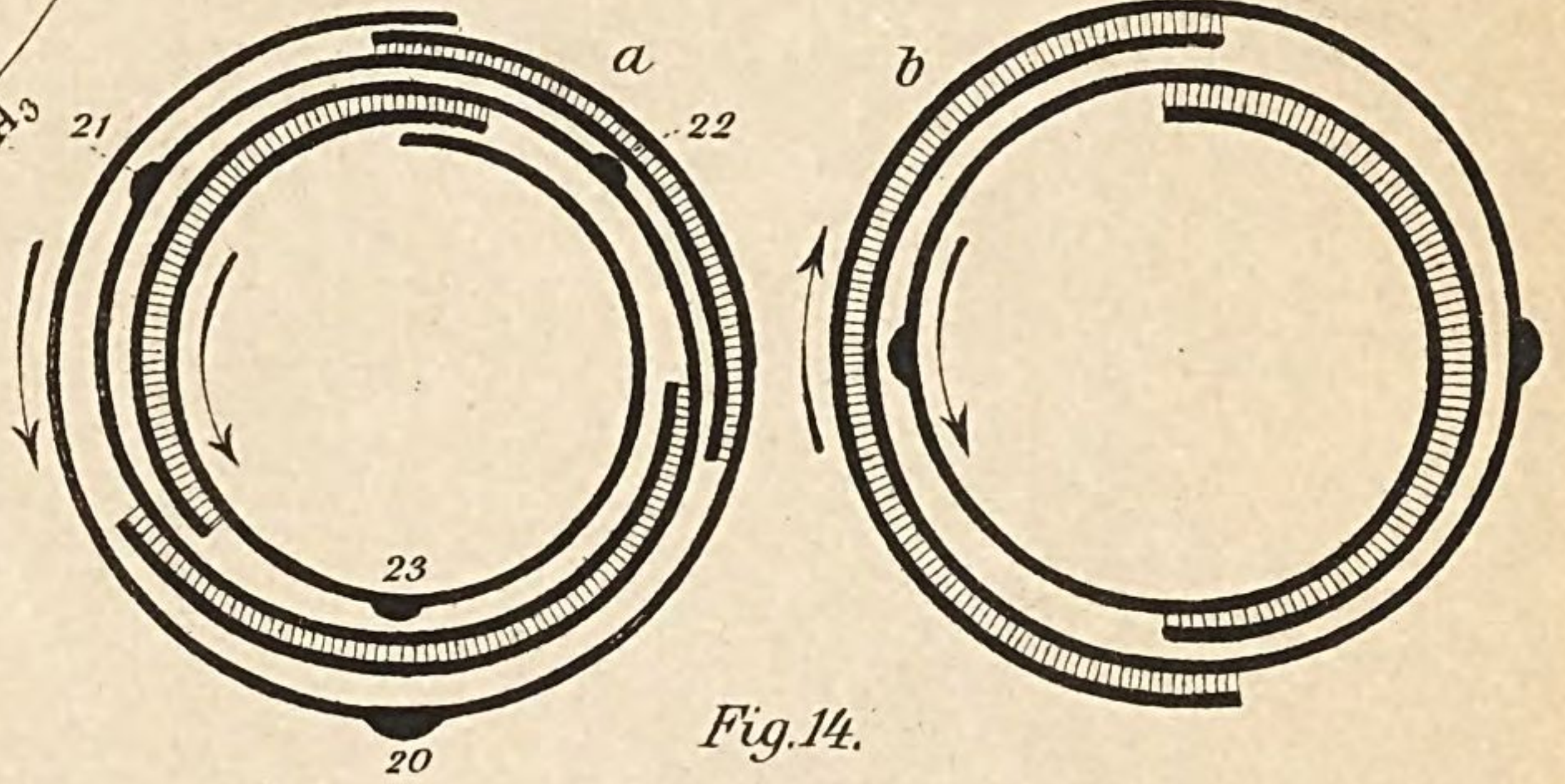


Fig. 12.

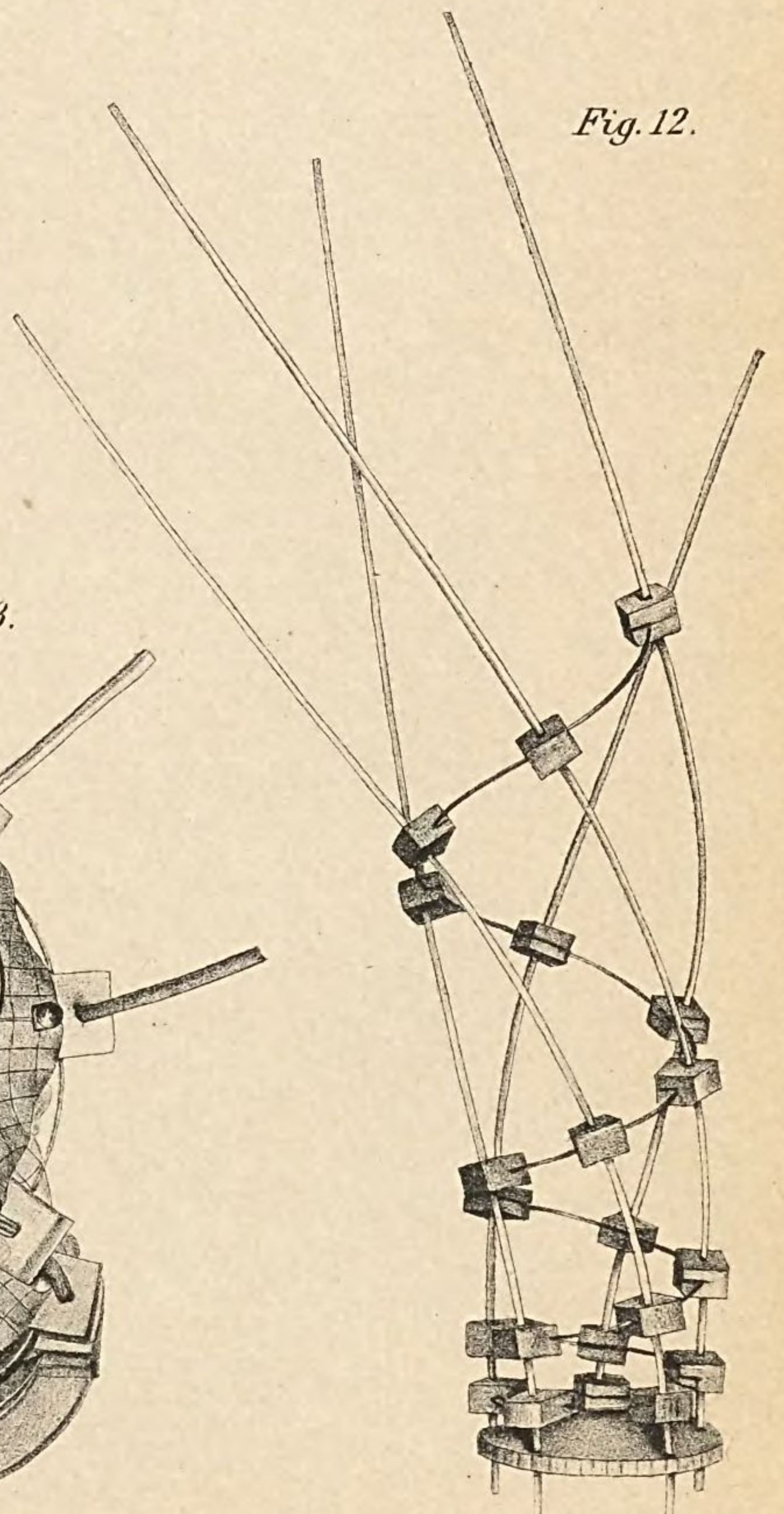
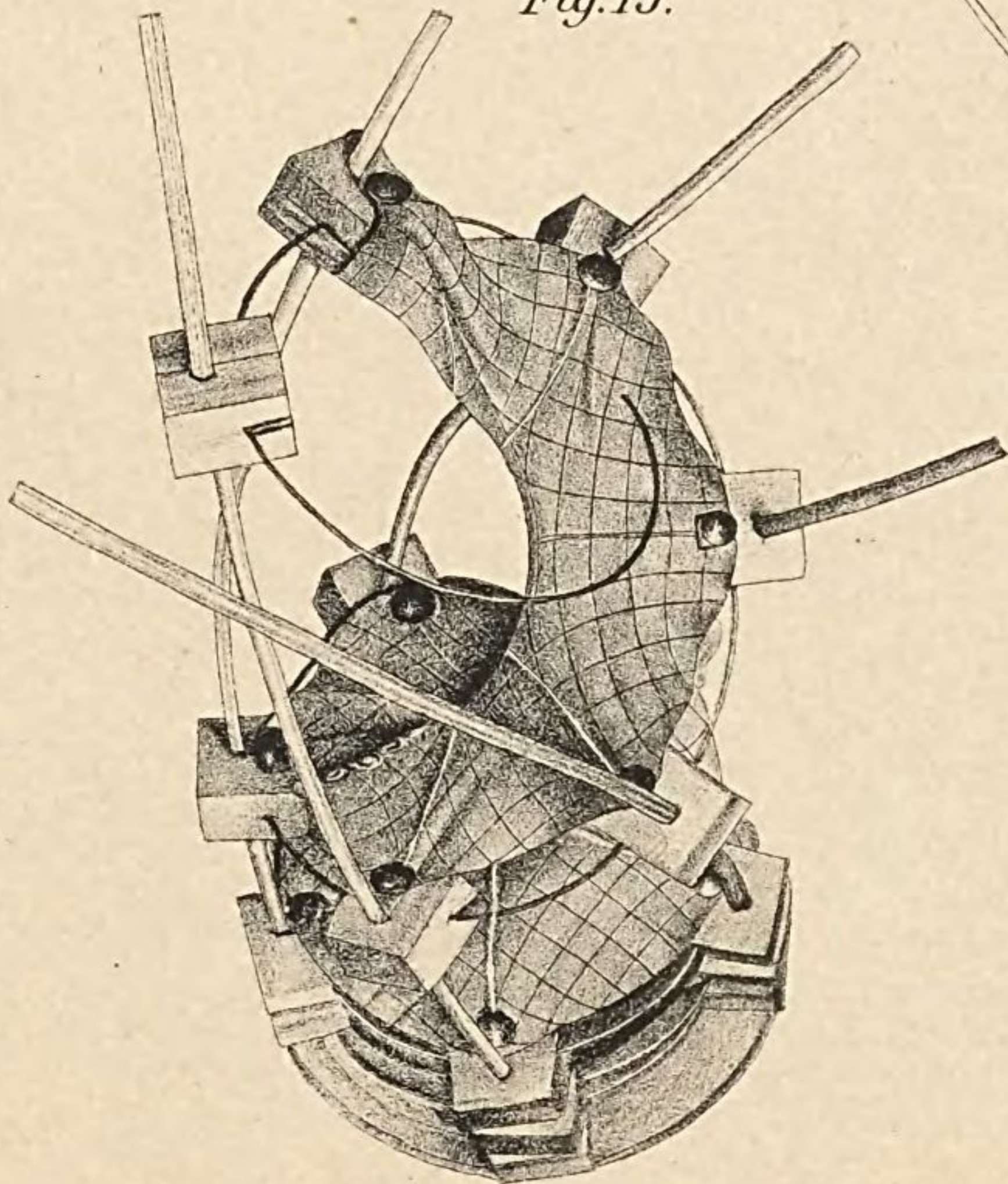
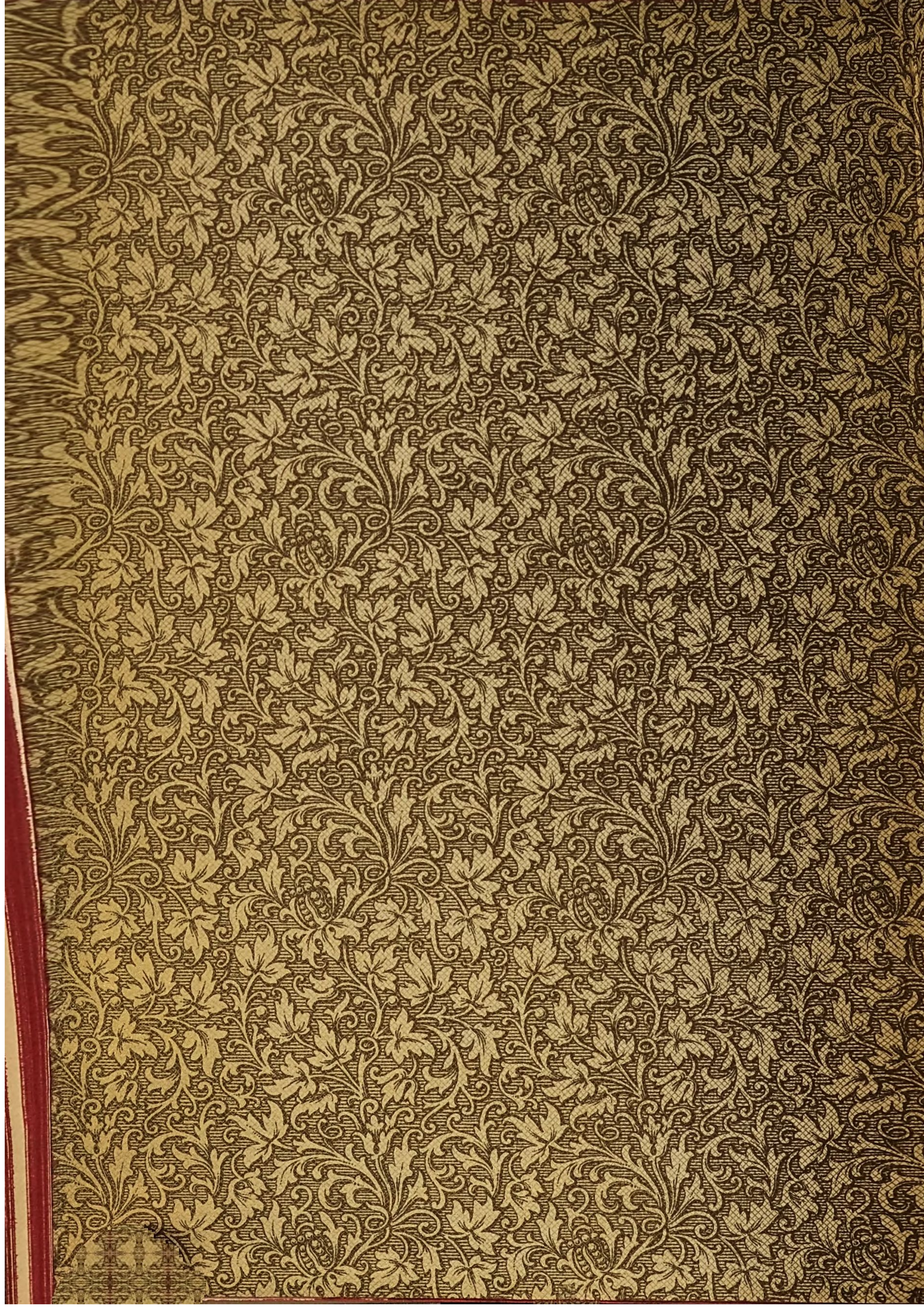
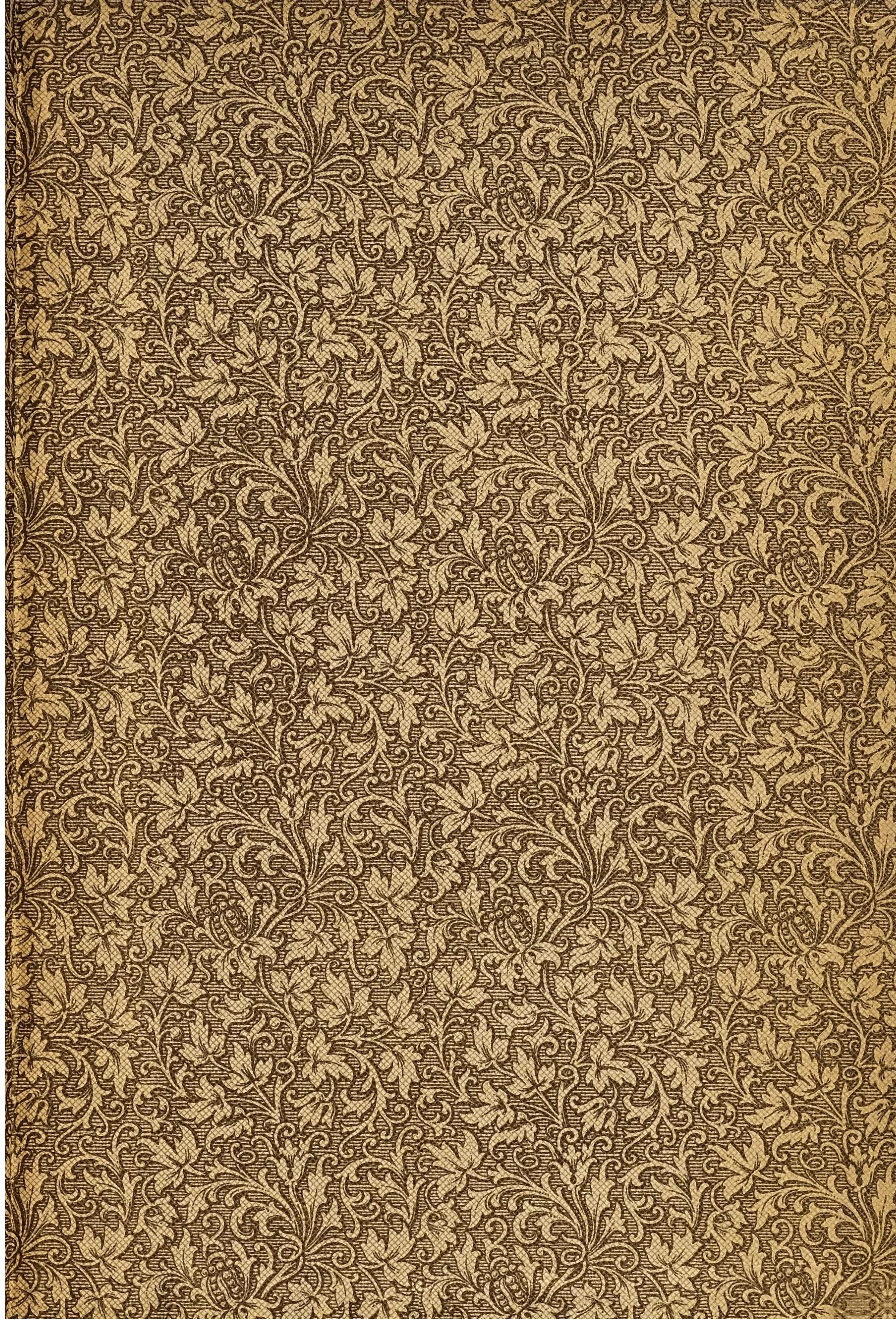


Fig. 13.









Dingler, Hermann

Die Vorgänge bei der sog Braun'schen Zwangsdrehung. Von Hermann Dingler.
S.- Abdr. aus 'Flora oder allg. Bot. Zeitung', Erg.-Bd. 1897, 84. Bd.,
Heft. 3

[Marburg] 1897

Phyt. 133 em

urn:nbn:de:bvb:12-bsb11822465-1